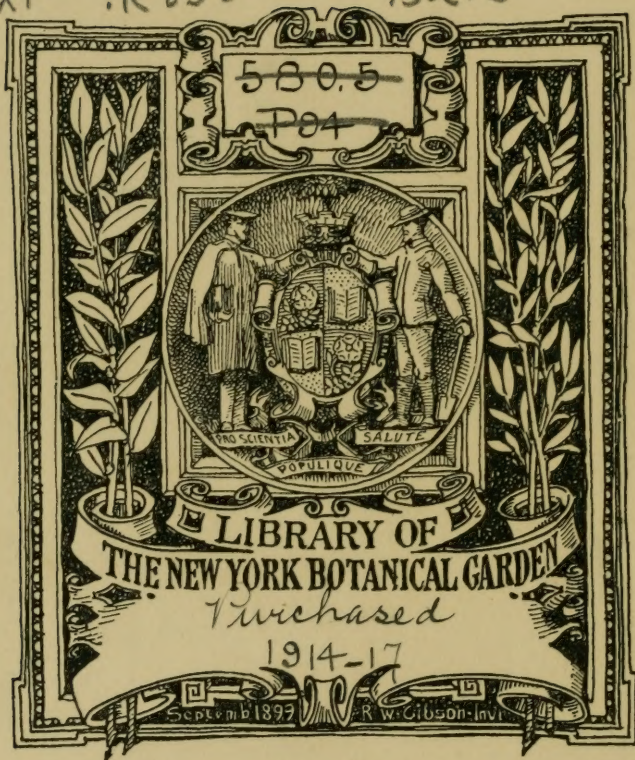




SHOUT
SHARE IT

XP .R858

Bd. 5



PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK
PROGRÈS DE LA BOTANIQUE
PROGRESS OF BOTANY

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

REDIGIERT VON

DR. J. P. LOTSY

FÜNFTER BAND

MIT 84 FIGUREN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1917

R858
Bd. 5.

Alle Rechte vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

Erstes Heft.

	Seite
Jean Bonnet, Reproduction sexuée et alternance des générations chez les Algues. (Avec 65 figures dans le texte)	1

Zweites Heft.

Fernand Pelourde, Les Progrès réalisés dans l'étude des Cycadophytes de l'époque secondaire. (Avec 18 figures dans le texte).	129
G. Tischler, Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche	164

Drittes und viertes Heft.

Ernst Antevs, Die Jahresringe der Holzgewächse und die Bedeutung derselben als klimatischer Indikator. Eine Literaturzusammenstellung. (Mit 1 Figur im Text)	285
Victor Schiffner, Die systematisch-phylogenetische Forschung in der Hepaticologie seit dem Erscheinen der Synopsis Hepaticarum und über die Abstammung der Bryophyten und Pteridophyten.	387
Fritz Jürgen Meyer, Bau und Ontogenie der Wasserleitungsbahnen und der an diese angeschlossenen Siebteile in den vegetativen Achsen der Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen	521

PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK
PROGRÈS DE LA BOTANIQUE
PROGRESS OF BOTANY

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

REDIGIERT VON

DR. J. P. LOTSY

FÜNFTER BAND. ERSTES HEFT

MIT 65 ABBILDUNGEN



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1914

	Seite
BONNET, JEAN: Reproduction sexuelle et Alternance des générations chez les Algues. Mit 65 Abbildungen	1
LOTSY, J. P.: Jean Bonnet, Notice nécrologique	127

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Neue Veröffentlichungen.

Mykologische Untersuchungen und Berichte. Von Dr. **Richard Falek**, Prof. der Mykologie an der Kgl. Forstakademie in Hamm-Münden. Erstes Heft. Mit 30 Abbildungen im Text und 13 Abbildungen auf 3 Tafeln. (76 S. gr. 8^o.) 1913. Preis: 6 Mark.

Inhalt: 1. Oertliche Krankheitsbilder des echten Hausschwammes. Von Prof. Dr. R. Falek. Mit 16 Abbildungen. — 2. Die Pilze als Erreger von Pflanzenkrankheiten. Von Dr. O. Morgenthaler, Liebfeld-Berlin. Mit 4 Abbildungen. — 3. Die Fruchtkörperbildung der im Hause vorkommenden Holzzerstörenden Pilze in Reinkulturen und ihre Bedingungen. Von Prof. Dr. R. Falek. Mit 3 Tafeln und 10 Abbildungen. — 4. Kritische Bemerkungen zu den Hausschwammstudien Wehmers. Von Prof. Dr. R. Falek.

Das hier beginnende Unternehmen erscheint fortlaufend in zwanglosen Heften und enthält Originalarbeiten und Originalberichte und -Abbildungen über das Gebiet der reinen und angewandten Mykologie. Das Unternehmen wird nicht allein für alle Bakteriologen und Mykologen unentbehrlich sein, sondern darüber hinaus von Bedeutung werden für alle botanischen, pflanzenphysiologischen, chemischen, agrikulturchemischen, pflanzenpathologischen, hygienischen Institute, Dozenten und Lehrer, für Baugewerkschulen, landwirtschaftliche Winterschulen, Institute für Baumaterialienkunde und chemische Untersuchungsämter, endlich für Apotheker, Aerzte und Nahrungsmittelchemiker.

Organographie der Pflanzen insbesondere der Archeogoniaten und Samenpflanzen. Von Dr. **K. Goebel**, Prof. an der Universität München.

Erster Teil: Allgemeine Organographie.

Zweite, umgearbeitete Auflage.

Mit 459 Abbildungen im Text.

1913. (X, 513 S. gr. 8^o.) Preis: 16 Mark, geb. 17 Mark.

Inhalt: Einleitung. Aufgaben der Organographie. — 1. Beziehungen zwischen Gestalt und Funktion. — 2. Die Organbildung auf den verschiedenen Stufen des Pflanzenreichs. — 3. Symmetrieverhältnisse. — 4. Umbildung, Verkümmern, Verwachsung, Teilung. — 5. Verschiedenheit der Organbildung auf verschiedenen Entwicklungsstufen: Jugendformen und Folgeformen. — 6. Die Abhängigkeit der Organbildung von inneren und äußeren Faktoren. — Namen- und Sachregister.

Die „allgemeine Organographie“ erfuhr (in der 2. Auflage) erhebliche Aenderungen in der Bearbeitung und Anordnung des Stoffes. Die früher darin enthaltene Darstellung der Schwendener'schen mechanischen Blattstellungslehre schien nicht mehr erforderlich. Bezüglich der Regenerationsprobleme, der Vererbung von Mißbildungen, der Gallenbildung konnte auf andere zusammenfassende Darstellungen hingewiesen werden. Dagegen wurden außer einer Einleitung Abschnitte über die Beziehungen zwischen Gestalt und Funktion, Verzweigung, Blattanordnung, sexuellen Dimorphismus, Generationswechsel u. a. hinzugefügt, was auch die Ausführung zahlreicher neuer Abbildungen bedingte. Da die Umarbeitung des speziellen Teiles (welcher übrigens in der alten Fassung vorläufig auch von Lesern der zweiten Auflage des allgemeinen Teiles verwendet werden kann), noch längere Zeit in Anspruch nehmen wird, wurde dem allgemeinen Teile ein Register beigegeben.

Früher erschien:

Zweiter Teil: Spezielle Organographie.

1. Heft: **Bryophyten.** Mit 128 Abbildungen im Text. 1898. Preis: 3 Mark 80 Pf.
2. Heft: **Pteridophyten und Samenpflanzen.** Mit 280 Abbildungen im Text. 1900/1901. Preis: 12 Mark.

Preis des vollständigen Werkes: brosch. 31 Mark 80 Pf.

Reproduction sexuée et Alternance des générations chez les Algues.

Par

Jean Bonnet,

Agrégé des Sciences Naturelles.

Avec 65 figures dans le texte.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

I. Généralités.

La conception qu'il existe chez les Végétaux une alternance de générations est dûe à Hofmeister. Les recherches fondamentales de cet auteur (1851) ont montré que, dans les Archégoniées (Mousses et Fougères), il se produit une alternance régulière d'une génération qui porte les organes sexuels, le gamétophyte, et d'une génération asexuée qui forme les spores, le sporophyte.

La première idée claire que dans les Thallophytes il existe aussi des générations alternantes a été émise par Sachs. Dans son *Traité classique* (4^e édition, 1874, p. 229—234), cet auteur ramène le cycle des Algues et des Champignons au schéma des Mousses. Pour Sachs, le cycle évolutif d'une *Vaucheria*, d'un *Mucor*, d'un Ascomycète ou d'une Floridée se démembre en deux tronçons différents, l'un caractérisé par les organes sexuels, l'autre par un tissu sporogène né de l'œuf fécondé.

Le mycélium de *Mucor*, le thalle de *Vaucheria*, d'une Floridée, représentent ce que nous appelons dans les Archégoniées le gamétophyte; la fructification des Floridées ou des Ascomycètes, la zygospore de *Mucor*, l'oospore de *Vaucheria* sont la deuxième génération, asexuée, le sporophyte. Donc l'alternance est, d'après Sachs, la même dans les Thallophytes que chez les Archégoniées. La reproduction par zoospores, conidies, etc., correspond à la multiplication par bourgeons

des Mousses et des Fougères et n'a pas de relations directes et nécessaires avec l'alternance des générations.

Pringsheim (1878) adopte une tout autre manière de voir. D'après lui, le „fruit“ des Ascomycètes, des Floridées, n'a pas la signification d'une génération spéciale, mais n'est qu'une partie de la plante-mère différenciée dans le sens sexuel. Pour lui la véritable alternance de générations chez les Thallophytes consiste dans la sériation régulière de générations asexuées et indépendantes, neutres, et d'une seule génération sexuée. Ainsi plusieurs générations formatrices de spores de *Vaucheria* ou de *Edogonium* alternent avec une génération pourvue d'organes sexuels. Ces deux sortes de générations ont essentiellement la même structure; elles se différencient par leur mode de reproduction. Seule, la première génération neutre, celle qui est issue de l'œuf fécondé, se distingue souvent par des propriétés spéciales des générations suivantes, par exemple chez *Coleochaete*.

Ainsi donc, tandis que dans la conception de Sachs le sporophyte vit sur le gamétophyte et se nourrit à ses dépens, d'après Pringsheim au contraire il mène une vie indépendante et autonome. De plus, d'après Sachs, si on fait abstraction des cas de bouturage par zoospores et autres procédés asexués de multiplication, il existe une alternance régulière d'un gamétophyte et d'un sporophyte. Au contraire, pour Pringsheim, plusieurs générations asexuées sont intercalées entre deux générations sexuées consécutives; et, en passant aux Végétaux supérieurs, il se serait simplement effectué une régularisation de cette alternance, amenant l'intercalation d'un seul sporophyte entre deux gamétophytes successifs. „L'alternance des générations chez les Mousses, dit Pringsheim (1878, p. 43), apparaît par suite comme une forme raccourcie de l'alternance des générations des Thallophytes, forme dans laquelle les générations neutres sont réduites à une seule, qui demeure en relations intimes avec la génération sexuée, et par suite il n'y a pas de raisons de comparer, comme on l'a fait jusqu'ici, la génération neutre des Mousses, — le sporogone —, qui chez elles est déjà devenu un tronçon du cycle non autonome, aux fruits ou plutôt aux fructifications des Thallophytes.“

Au contraire des auteurs précédents, Vines (1878) pense que la majorité des Thallophytes ne possède pas d'alternance de générations comparable à celle des Mousses, car les modes de reproduction, soit sexué, soit asexué, y sont directement dépendants des conditions extérieures. D'après Vines, il n'existe de pareille alternance que chez *Coleochaete* et *Chara*. Il repousse l'idée que le proembryon de *Chara* serait homologue du protonéma des Mousses, et voit dans ce proembryon, et même dans l'embryon vrai des Characées, l'homologue du sporogone des Mousses et de l'oospore de *Coleochaete*.

En 1879, Vines revient sur cette question: chez *Coleochaete*, il naît de l'oospore un tissu cellulaire qui, pour lui, correspond au sporophyte (sporophore), et de chacune des cellules de ce tissu naît une spore d'où provient un gamétophyte (oophore) (génération sexuée).

Toutes ces opinions étaient basées sur la comparaison morphologique des faits connus des cycles évolutifs, tandis que le comportement propre des organismes dans la nature et dans les cultures de longue durée n'entraînait pas en ligne de compte, parce que trop peu élucidé. Cette connaissance était cependant essentielle pour évaluer l'influence des conditions externes et la réalité elle-même de l'alternance. Ces problèmes sont le point de départ des magnifiques recherches de Klebs, qu'il a exposées par le détail en 1896, après en avoir donné un résumé en 1893. De plus, en 1899, il a, dans un article au *Biologisches Centralblatt*, étudié les rapports des résultats auxquels ses recherches l'ont conduit avec les théories jusqu'alors émises sur l'alternance des générations.

Klebs a voulu fournir une réponse aux deux questions suivantes:

1. Existe-t-il une alternance régulière de générations neutres et de générations sexuées?
2. Une génération neutre caractérisée par certaines propriétés dérive-t-elle nécessairement d'un œuf fécondé?

Pour ce qui a trait au premier problème, Klebs a constaté que, dans aucun Thallophyte suffisamment étudié, il n'existe d'alternance régulière de générations neutre et sexuée. Les modes de reproduction dépendent directement de conditions externes bien déterminées. Une portion quelconque de l'appareil végétatif peut à un moment quelconque former, soit des organes sexués, soit des appareils de reproduction asexuée, suivant les conditions de milieu: lumière, température, humidité, oxygène, composition chimique du milieu nutritif (*Vaucheria*, *Edogonium*, etc.). Malgré tout cependant, la possibilité persiste que, dans certaines espèces, il se produise une alternance régulière des générations neutres et sexuées: par exemple chez les Floridées, où les carpospores et les tétraspores sont, dans la règle, formées sur des pieds différents.

Quant à savoir si réellement, dans certaines espèces tout au moins, le zygote se développe d'une manière tout à fait déterminée, par exemple, dans le cas particulier de l'oospore de *Vaucheria*, en engendrant un tube court qui porte directement un sporange, (première génération neutre de Pringsheim), il ne saurait subsister de doutes sur la fausseté de cette opinion, à la suite des expériences de Klebs.

Klebs en effet (1892) voit que, chez *Vaucheria sessilis*, trois cas peuvent se réaliser lors de la germination du zygote:

1. le tube issu de cette germination forme des zoospores; —
2. le tube issu de cette germination forme des organes sexuels; —
3. le tube issu de cette germination demeure stérile.

Le 2^e cas, le plus fréquent d'ailleurs, se réalise si l'on fait germer les zygotes dans une solution de sucre à 2,5 %. On obtient la première modalité en plaçant les zygotes, d'abord dans la solution de Knop diluée à 0,5 %, et à la lumière, — et ensuite dans de l'eau et à l'obscurité. Quant à la troisième forme de germination, elle se produit l'hiver, sur l'argile humide.

Par conséquent l'évolution du zygote varie suivant les conditions de milieu, et par suite il ne sort pas de l'œuf, contrairement à ce que croyait Pringsheim, une génération neutre douée de caractéristiques et de propriétés spéciales.

Ainsi donc la théorie de Pringsheim ne résista pas à une critique expérimentale serrée, et dès lors elle n'avait plus qu'un intérêt historique.

Le seul auteur qui, en 1890, eut vu clair et juste dans ces questions, et dont les idées n'aient pas été infirmées dans la suite, est L. Celakovsky.

Tandis que, d'après Sachs (1874), „le développement de toutes les plantes qui possèdent des organes sexuels peut être divisé en deux stades qui correspondent dans tous les points essentiels aux deux générations du cycle des Fongères, et que, par suite, dans tout le règne végétal il n'y a qu'un seul type d'alternance de générations“ (p. 234), Celakovsky (1874) en admet deux, et cette conception nouvelle fit faire au problème un pas énorme. Celakovsky distingue dans une plante deux tronçons:

- a) le protophyte (gamétophyte), qui, chez les Mousses par exemple, comprend le protonéma et la plante feuillée,
- b) l'antiphyte (sporophyte): sporogone des Mousses.

Le sporophyte peut être également appelé génération asexuée, et le protophyte génération sexuée; mais cette dernière expression n'est peut-être pas parfaite, car on peut se demander s'il faut considérer le protonéma comme faisant partie, de même que la plante feuillée, de cette génération sexuée, bien que jamais il ne porte lui-même d'organes sexuels. Le terme de protophyte, ne préjugant rien a priori, est par suite préférable.

Ceci posé, Celakovsky distingue:

1^o L'alternance homologue: le protophyte engendre toujours un protophyte, et l'antiphyte toujours un antiphyte. Dans le premier cas le cycle évolutif de la plante ne renferme pas d'antiphyte, et, dans le deuxième, pas de protophyte. Il y a alors seulement différenciation *inter se* de générations homologues, fondamentalement

semblables et équivalentes au point de vue de leur descendance. Les différences qui s'introduisent entre ces diverses générations homologues peuvent d'ailleurs porter, soit seulement sur les caractères des organes reproducteurs qu'elles forment, soit aussi sur l'appareil végétatif lui-même. Une pareille alternance homologue est réalisée, par exemple, dans les Champignons et les Algues, où il n'existe pas d'antiphyte.

2^o Celakovsky appelle alternance antithétique l'alternance d'un protophyte et d'un sporophyte. Elle est très rigoureuse: une spore de l'antiphyte engendre toujours un protophyte, et un œuf formé sur le protophyte germe toujours en un antiphyte. Jamais le protophyte ne forme de spores, ni jamais l'antiphyte d'œufs (cf. Hofmeister 1851). — D'après Celakovsky (*contra* Pringsheim) l'alternance des générations dans les Archégoniées est antithétique: „Der antithetische Generationswechsel der Cormophyten (Moose und Gefäßpflanzen) ist von dem homologen Generationswechsel der Thallophyten wesentlich verschieden“ (Celakovsky 1877).

Dans certains Thallophytes cependant on assiste aux premiers débuts de l'antiphyte: chez les Œdogoniées et les Coleochaetées, par exemple, il se forme une ébauche hésitante de l'antiphyte.

Quant aux Floridées et aux Ascomycètes, ils possèdent bien, à vrai dire, des filaments sporophytiques formés par voie sexuée, mais il n'y a pas là d'alternance; en effet, dit Celakovsky, ces filaments doivent leur formation, non point à une vraie cellule sexuelle, mais à un bourgeonnement des cellules sexuelles et des cellules environnantes: donc il n'y a pas là d'alternance antithétique pareille à celle des Végétaux supérieurs.

Ces conceptions, quelque peu révolutionnaires à l'époque où elles ont été émises, furent, comme le remarque Bower (1890) „as regards the majority of European botanists completely overshadowed by the authoritative dictum of Sachs“ (p. 353), et on ne peut guère citer comme les ayant admises que Braun (1875), qui, lui, appelle le protophyte „génération archégone“, et l'antiphyte „génération épigone“. Aussi ces idées de Celakovsky demeurèrent-elles tout d'abord sans écho.

Elles furent reprises, étayées sur de nombreux faits et discutées point par point par Bower, en 1890. Si l'on considère la série des Archégoniées du point de vue de la descendance et de la phylogénie, on se rend compte, d'après Bower, que l'alternance de générations a dû être le résultat d'une interpolation d'un nouveau tronçon, d'un nouveau développement entre deux gamétophytes successifs, le nouveau stade ainsi intercalé étant plus spécialement adapté à la vie dans l'air. Ce nouvel organisme est le sporophyte. „Accordingly this alternation in the archegoniate series may from the phylogenetic point of view be styled an alternation by interpolation of a

new sub-aerial phase between the pre-existent semi-aquatic ones; or, if the introduction of new terms be thought undesirable, this alternation may be called after Celakovsky an antithetic alternation" (p. 350). „It may be concluded that the alternation which is so prominent in the main archegoniate series is the result of adaptation of originally aquatic organisms to sub-aerial conditions of life; it may, in fact, be distinguished physiologically as an amphibious alternation.“

C'est dire clairement que, dans les Algues, organismes à vie entièrement aquatique, il n'existe certainement pas d'alternance comparable à celle des Végétaux supérieurs, à vie au moins en majeure partie, sinon en totalité, aérienne.

D'après Bower, ce n'est que chez *Coleochaete*, les Floridées et les Ascomycètes que l'on assisterait aux débuts plus ou moins prononcés d'une alternance antithétique.

La question en était là, ballottée et discutée, comprise dans des sens divers et résolue de manières opposées et souvent inconciliables, mêlée de questions de polymorphisme qui l'obscurcissaient encore, et la discussion manquant au fond de bases solides sur lesquelles elle pût sûrement s'échafauder, quand la cytologie lui fit faire un pas décisif.

En 1883, E. Van Beneden vit que, lors de la fécondation, chez *Ascaris megalocephala*, les deux pronuclei ♂ et ♀ possèdent le même nombre de chromosomes, et que ce nombre est juste la moitié de celui qui existe dans les cellules somatiques de l'espèce envisagée. Nombre de recherches ultérieures vérifièrent ces faits, et leur donnèrent par extension la valeur d'une loi générale. Il suffira de rappeler, en ce qui concerne strictement les Végétaux, parmi les travaux de la première heure, ceux de Guignard et de Strasburger sur le pollen et les sacs embryonnaires des Angiospermes, — ceux de Guignard et de Overton sur le pollen des Gymnospermes, — ceux de Dixon sur les organes ♀ de ces mêmes Gymnospermes. Overton fut le premier qui fit ressortir combien les processus qui s'effectuent dans les cellules-mères des spores des Cryptogames vasculaires et des Mousses rappellent ceux que l'on avait mis en évidence dans les cellules-mères du pollen des Phanérogames (1893). Et, en juillet 1894, Strasburger fit devant l'Association britannique pour l'Avancement des Sciences une conférence réellement sensationnelle, qui fut publiée la même année, dans les *Annals of Botany* (1894), sous ce titre: „The periodic Reduction of the number of chromosomes in the Life history of living organisms“, et, quelques mois plus tard, revue et complétée par l'auteur, dans le *Biologisches Centralblatt* (1894), sous le titre suivant: „Über periodische Reduktion der Chromo-

somenzahl im Entwicklungsgang der Organismen.“ Le titre seul de cet article est suffisamment suggestif, et indique les idées qui y sont exposées. Strasburger, étudiant les prothalles de *Osmunda regalis*, y trouva toujours 12 chromosomes, c'est-à-dire juste le même nombre que dans les spores. Il vit encore que ce nombre ne subissait pas de variation au cours de la genèse des gamètes: „So steht es denn für *Osmunda regalis* und damit wohl überhaupt für die Farne fest, daß deren geschlechtliche Generation nur halb so viel Chromosomen in den Kernen wie die ungeschlechtliche führt“ (p. 828). Entre temps, Farmer (1894) observe dans une Hépatique de Ceylan, *Pallavicinia decipiens*, que les noyaux de la génération sexuée contiennent 4 chromosomes, et ceux de la génération asexuée 8, ce nombre retombant à 4 dans les cellules mères des spores; et cette observation permettait d'étendre légitimement aux Muscinées les conclusions que Strasburger avait déduites pour les Filicinées de son étude des constantes chromosomiques de l'Osmonde.

Par ces résultats inattendus, la vieille théorie de Hofmeister se trouvait renouvelée, et les idées sur l'alternance des générations se voyaient clarifiées et précisées. Désormais, génération sexuée et génération asexuée seraient caractérisées, non plus par la nature des organes reproducteurs qu'elles forment, mais par le nombre des chromosomes que renferment leurs noyaux:

le gamétophyte possède x chromosomes,

le sporophyte possède $2x$ chromosomes;

et ce nombre devenait un critérium, appréciable par la vue, précis et brutal, de l'alternance et de l'étendue des deux générations. Aussi n'est-il pas exagéré de dire, avec Mottier (1904), que „l'énoncé de cette doctrine marque le début d'une époque nouvelle dans l'étude de la sexualité et dans les recherches cytologiques sur les plantes“ (p. 49). J'ajouterais volontiers: et dans la compréhension générale de la plante, de sa morphologie et de son évolution.

Cette doctrine, depuis 18 ans, poursuit victorieusement sa carrière; c'est à peine si on lui a, depuis quelques années, adressé de timides critiques, que nous examinerons plus loin. Telle que l'a formulée Strasburger, elle subsiste encore, sauf une légère correction: d'après Strasburger (1894), la génération x commençait avec la cellule-mère des spores. Mais, comme l'a fait remarquer Chamberlain (1905 II, p. 209), les travaux des cytologistes ont montré que celle-ci possède encore $2x$ chromosomes, et que c'est seulement à partir des deux cellules-filles qu'elle engendre en se divisant que le nombre x se trouve rétabli.

Exactement comme l'avait fait Hofmeister, c'est sur les Fougères et les Mousses que Strasburger basa ses spéculations.

Ici en effet les deux générations x et $2x$ sont toutes deux bien développées et facilement visibles. Mais, à partir de ce cas moyen, il s'agissait maintenant d'étendre les connaissances et d'établir les homologues, et cela dans les deux sens: en descendant la série végétale tout aussi bien qu'en la remontant.

En remontant jusqu'aux Angiospermes, on constata que la génération x se réduisait de plus en plus, jusqu'à ne plus être représentée que par quelques cellules ou même par quelques énérgides. Pour cette partie de l'évolution du gamétophyte, je renvoie aux mises au point de Porsch (1907 I et II) et aux ouvrages classiques de Coulter et Chamberlain (1903 et 1910).

A priori, et par raison de symétrie, sans même faire intervenir les théories de Celakovsky, on devait s'attendre à voir la génération x se développer sans cesse davantage à mesure que l'on descendrait plus bas dans la série des Thallophytes et que l'on s'adresserait à des formes plus simples et moins évoluées. Braun (1875) avait déjà montré depuis longtemps que, chez les Fougères, le gamétophyte doit être plus ancien que le sporophyte, à cause de sa vie semi-aquatique plus proche des modes de vie des ancêtres aquatiques des Végétaux terrestres; et Bower (1890) avait développé ces idées (p. 349).

Mais d'autres raisons permettaient encore de suspecter ce fait dès l'abord, et ces raisons sont déduites des causes mêmes de l'alternance des générations. Ce point mérite d'être examiné avec quelque ampleur.

Les organismes les plus simples connus ne se reproduisent que asexuellement. Il semble que la reproduction sexuée ne puisse s'introduire qu'une fois un certain degré de différenciation atteint. Elle a dû se développer „unzählige Male“ (Strasburger 1894 p. 817) au cours du développement phylogénétique, et L. J. Celakovsky (1903) distingue dans l'évolution de la sexualité chez les Végétaux quatre stades successifs:

- 1^o toutes les zoospores et les sporanges où elles se forment sont semblables et asexués;
- 2^o les sporanges sont tous semblables, mais les spores (gamètes) qu'ils produisent, quoique constitués de la même manière que les zoospores asexuées primitives, sont sexués et copulent deux à deux;
- 3^o il existe deux sortes de gamètes et de gamétanges; ♂ et ♀, mais sans différences visibles (Mucorinées p. ex.);
- 4^o les différences deviennent nettes, et, dès le début, les gamétanges ♂ (spermogonies) et ♀ (oogonies) diffèrent. Ces deux sortes de gamétanges se forment;

a) sur le même individu — c'est le cas originel;

b) sur des individus différents; — cas dérivé;

Ces diverses modalités s'observent très nettement par l'étude de la reproduction des Algues, en particulier des Chlorophycées, et de la morphologie de leurs gamètes.

Davis (1903, 1904) a déjà insisté sur ce fait que les spermatozoïdes sont incontestablement dérivés des zoospores par des types de gamètes primitifs, identiques aux zoospores dans tous les traits essentiels de leur morphologie. Ces formes les plus simples de spermatozoïdes ont des caractères de zoospores: chez les Algues, même nombre de cils (2) que les zoospores asexuées les plus primitives, et un chromatophore et une tache pigmentaire. L'évolution et les variations des chromatophores sont tout particulièrement intéressantes: dans les formes isogames, tous les gamètes ont des chromatophores et des plastides: *Ectocarpus*, *Scytosiphon*, etc. Dans des formes déjà plus évoluées, hétérogames, les chromatophores existent dans les gamètes mâles durant toute leur vie: *Sphaeroplea*, *Cutleria*, *Tolox*. Chez d'autres Algues, les spermies sont incolores à maturité, mais ont des chromatophores dans leur jeunesse. Et enfin on a trouvé des plastides jaunes dans les anthérozoïdes des Bryophytes, des Ptéridophytes et des Gymnospermes.

Les variations que l'on peut observer dans les modes de copulation des gamètes appuient encore ces déductions et forcent elles aussi à considérer les modes de reproduction asexués comme primitifs.

On a observé un certain nombre de cas de copulation facultative des gamètes, qui paraissent être dûs à une sexualité encore peu accentuée, et non pas à une parthénogenèse surajoutée secondairement à une sexualité bien différenciée. Ainsi Klebs (1896) a vu que les zoospores de *Protosiphon botryoides* germent avec ou sans fécondation, et on ne peut pas dire si ce sont des zoospores ou des gamètes. Winkler voit là un cas de parthénogenèse (1908), tandis que Oltmanns (1904) rapporte ces copulations facultatives aux débuts d'une sexualité hésitante (p. 70), et je partage entièrement cette manière de voir. Francé (1894) parle également de „fakultativer Kopulation“ des zoospores de *Polytoma* (p. 295). Chez *Ectocarpus siliculosus*, à gamètes encore presque pareils pour les deux sexes, Berthold (1881) et Oltmanns (1899) observent à Naples des copulations en nombre énorme, — tandis qu'à Guéthary, sur le golfe de Gascogne, Sauvageau (1896 II) ne les voit que très rarement. Et dans ce genre *Ectocarpus* et les formes voisines, une nouvelle preuve de la très faible différenciation sexuelle des gamètes est fournie par ce fait que les gamètes ♂ peuvent germer seuls, fournissant ainsi de très remarquables exemples de „parthénogenèse mâle“. Berthold (1881) a ainsi observé que, chez *Ectocarpus siliculosus* Lyngb., *E. pusillus* et

Scytosiphon lomentarium J. Ag., les gamètes ♂, au moins en partie, se développent en embryons, à vrai dire peu robustes. Mais le fait n'en persiste pas moins: „Die männlichen Schwärmer der Phaeosporeen bilden also hiernach ein weiteres interessantes Übergangsstadium zwischen den geschlechtlich differenzierten aber noch keimfähigen Schwärmern, wie z. B. auch bei *Ulothrix*, und den für sich keimungsunfähigen echten Spermatozoïden“ (p. 412).

Chodat (1910) a observé une pareille parthénogenèse mâle chez une *Spirogyra*.

Un remarquable cas de transition, à la fois morphologique et physiologique, entre les zoospores et les gamètes, est peut-être fourni par les microzoospores des Ulotrichées: les microzoospores de *Draparnaldia* copulent en effet occasionnellement. Mais ici à vrai dire on peut se demander si ce ne sont pas là des gamètes devenus par régression parthénogénétiques, et semblables aux „spores neutres“ des *Ectocarpus*.

D'autre part on a observé des cas, encore plus étranges, où la copulation ne s'effectue pas entre deux zoospores (ou gamètes) seulement, mais entre des nombres plus considérables: chez *Acetabularia mediterranea*, d'après De Bary et Strasburger (1877) les gamètes ciliés se conjuguent parfois 3 par 3, et ces deux auteurs ont en outre observé de gros zygotes pourvus de 5 paires de cils, ce qui paraît bien indiquer qu'ils sont issus de la fusion de 5 gamètes. Dans *Botrydium*, d'après Rostafinski et Woronin (1877) les gamètes s'unissent encore à plusieurs: ces auteurs en figurent 4 unis. Klebs (1896) note également dans *Protosiphon* la copulation des gamètes par trois, spécialement dans les solutions organiques. Dangeard (1898) a vu un œuf de *Chlamydomonas Dilli* Dang. formé par 3 gamètes, et indiscutablement le noyau et les chromatophores étaient gamètes distincts (p. 143). Prowazek (1905) sur *Polytoma*, Kurssanow (1912) chez *Zygnema* font des observations analogues. Chez *Ectocarpus*, Berthold (1881) et Oltmanns (1899) notent la pénétration de plusieurs gamètes mâles dans un seul gamète ♀. Enfin, dans *Sphaeroplea Braunii*, Golenkin (1899) a observé la pénétration d'un gamète ♂ dans des œufs plurinucléés: le pronucleus ♂ se fusionne alors d'abord avec un noyau de cet œuf; puis tous les autres noyaux ♀ viennent se confondre avec ce noyau de copulation.

Les significations de ces fusions multiples ne sont pas encore bien clairement connues, et il faudrait élucider la destinée des zygotes ainsi formés. Mais elles sont les indices d'une sexualité encore peu différenciée et peu profondément acquise par les gamètes.

Tous les faits précédemment rappelés convergent donc pour prouver, soit par des voies morphologiques, soit par des raisons physiologiques,

que les gamètes ne sont que des zoospores différenciées physiologiquement dans un sens spécial avant que de l'être morphologiquement, et cette constatation a une importance capitale pour les questions qui nous occupent plus directement.

En effet, il n'existe dans les Algues isogames aucun caractère morphologique différentiel entre les gamètes et les zoospores, au point de vue nucléaire. Les processus qui donnent naissance à ces deux catégories de corps sont les mêmes, et en particulier le nombre des chromosomes contenus dans le noyau des zoospores est le même qui existe dans le noyau des gamètes et aussi dans les cellules du thalle de l'Algue. On peut entièrement partager l'opinion de Davis (1905 III), lorsqu'il dit que rien dans la morphologie et le mode de développement des gamètes de *Ulothrix*, de *Edogonium*, etc., n'autorise à penser que des phénomènes de réduction s'y intercalent. Les gamètes primitifs sont en général plus petits que les zoospores, mais cela tient simplement à ce que souvent le protoplasme de la cellule-mère se répartit entre un plus grand nombre d'éléments au cours de la gamétogenèse qu'au cours de la zoosporogenèse.

Or que se passe-t-il lors de la caryogamie qui accompagne la fécondation? Les deux pronuclei ♂ et ♀ se fusionnent, et ainsi naît un syncaryon qui contient deux fois plus de chromosomes que les noyaux de la plante qui a formé les gamètes. Si x est le nombre de ceux-ci, le syncaryon en aura $2x$: la génération $2x$ est née.

Si celle-ci croissait et formait à son tour des gamètes sans qu'aucun phénomène particulier n'intervienne, ces gamètes renfermeraient $2x$ chromosomes, et le noyau de fusion auquel ils donneraient naissance lors de la fécondation en aurait $4x$. Les choses continuant de cette manière, le nombre des chromosomes doublerait à chaque génération: Or ceci n'est pas possible, au moins indéfiniment. En effet, de deux choses l'une:

1^o ou bien la taille des noyaux et, partant, la masse de chromatine qu'ils contiennent, ne va pas augmenter; et, dès lors, vu cette loi que jamais les chromosomes ne se fusionnent lors de la caryogamie sexuelle, les chromosomes vont devenir de plus en plus petits, puisque, leur nombre augmentant, la quantité de chromatine qui les forme ne devient pas plus considérable, — et ceci est contradictoire avec le fait que, dans une espèce donnée, les dimensions des chromosomes sont très constantes;

2^o ou bien la taille des chromosomes ne variera pas, et par suite les dimensions des noyaux augmenteront sans cesse, d'où la production de cellules géantes, et qui, très rapidement, atteindront des dimensions incompatibles avec les lois physiques qui régissent la vie et l'activité cellulaires. Il est donc nécessaire qu'un processus régulateur intervienne, qui ramène après chaque fécondation le nombre des chromosomes à

sa valeur primitive x : ce processus, c'est la réduction chromatique. Quand va-t-elle s'effectuer?

Nous venons d'assister au mécanisme par lequel a pris naissance la génération $2x$. Mais celle-ci est, à ses débuts, aussi hésitante que la sexualité, et elle est plutôt une indication évolutive qu'une réalité bien ancrée dans le cycle de l'Algue. Il est donc des chances qu'elle soit éphémère, et nous devons logiquement nous attendre à voir la réduction s'effectuer très tôt. Or cette réduction, dans aucun cas étudié, ne s'effectue à un moment quelconque de la vie de l'être, mais seulement à un moment critique de son existence. Ces phases critiques sont des époques où se produisent des phénomènes d'une importance essentielle pour la vie même de l'être considéré. Or quelles sont ces phases, chez l'Algue inférieure que nous considérons? La première qui survienne après la fécondation est la germination du zygote elle-même, par laquelle l'Algue, de unicellulaire, devient pluricellulaire. Par suite, nous devons nous attendre, dans les Algues les moins évoluées, à voir la réduction chromatique s'effectuer au moment de la germination du zygote.

Mais peu à peu la sexualité se développe. Toutes les zoospores jouent le rôle de gamètes et se fusionnent deux par deux. Et, si ces copulations sexuelles peuvent avoir quelque avantage pour l'espèce, en mêlant des plasmas différents et en „rajeunissant“ chaque zoospore, elles réduisent de moitié le nombre des rejetons susceptibles d'être engendrés par une plante donnée, inconvénient grave pour la dissémination de l'espèce. La plante compense ce désavantage en développant sa génération $2x$ et en formant sur elle des corps de propagation, des spores asexuées: conformément à la théorie antithétique, le sporophyte vient par un phénomène secondaire s'intercaler entre deux gamétophytes. Désormais la génération $2x$ ne finit plus à la germination de la cellule-œuf; elle pousse en un thalle plus ou moins pareil à celui de la plante-mère x , et sur ce thalle se forment des spores. Celles-ci germent en donnant à nouveau des plantes x , et la réduction chromatique s'effectuera lors de la formation des spores.

En 1908, Bower a, dans un gros ouvrage, longuement exposé cette théorie. Pour lui, le changement des conditions de vie éprouvé dans l'invasion de la terre ferme par des organismes végétaux originellement aquatiques a joué un rôle prépondérant dans l'établissement de ces phases alternantes du cycle évolutif qui sont si caractéristiques des Archégoniées. Leur sporophyte a pris naissance sous forme d'une phase intercalée entre les événements de la fusion sexuelle et de la réduction chromatique dans le cycle des organismes aquatiques; une vie amphibie a amené un accroissement de cette phase diploïde, et le sporophyte est considéré comme ayant subi un développement spécial

en relation avec la production de nombreuses spores, pour la dissémination desquelles la sécheresse est nécessaire. Cette fonction nécessite certaines capacités de nutrition et de protection des jeunes spores, de la part de l'antiphyte. D'où :

- 1° la stérilisation d'une partie du tissu potentiellement sporogène en tissus somatiques;
- 2° la ségrégation des tissus demeurés fertiles en sporanges distincts;
- 3° la formation d'organes appendiculaires.

Pour pouvoir former le maximum de spores, la génération $2x$ se développe sans cesse davantage, et, au cours de ce développement phylogénétique, elle croît aux dépens de la génération haploïde. Dans les Mousses, la génération x domine encore, mais la phase $2x$ est en si étroites connexions avec elle que, sans être elle-même très puissamment développée quant à son appareil végétatif, elle peut former un très grand nombre de spores. Mais, dès qu'elle devient autonome (Fougères), elle se développe énormément, et corrélativement la génération x régresse, par économie de matériel, et n'est plus que le support sans cesse plus réduit des organes sexuels. Et finalement elle devient si faible et si incapable d'une vie autonome que, chez les Phanérogames, elle est parasite de la génération $2x$.

Ainsi donc la réduction s'effectue à deux moments :

- 1° soit à la germination du zygote,
- 2° soit à la formation des spores.

Un de ces deux cas est réalisé dans tous les êtres vivants, y compris les Animaux.

Chamberlain en effet a émis l'hypothèse (1905 I) que l'œuf avec les 3 polocytes représente un gamétophyte ♀, et les spermatocytes de deuxième ordre avec les 4 spermatozoïdes un gamétophyte ♂. Tout le reste de l'animal est le sporophyte, le zygote étant naturellement la première cellule de ce sporophyte. Les spores dans les Animaux deviendraient directement les gamètes, par suppression totale du tissu intercalaire qui existe plus ou moins développé chez les Végétaux. Cette théorie séduisante est très intéressante, par suite des comparaisons générales qu'elle permet d'établir, et rien ne paraît s'opposer à ce qu'on l'adopte avec Winkler (1908), puisque Chamberlain (1905 II) a réfuté entièrement les objections que Lyon (1905) lui avait opposées.

A un autre point de vue, il résulte de ce qui précède qu'il faut distinguer avec grand soin deux sortes de spores chez les Végétaux :

- 1° celles qui se différencient sur la génération x ;
- 2° celles qui se différencient sur la génération $2x$.

La production des premières n'est accompagnée d'aucun phénomène chromatique spécial; ce sont des sortes de boutures formées par la plante, de vraies boutures gamétophytiques.

Les autres se répartissent elles-mêmes en deux catégories:

- a) les unes sont des monospores, ainsi nommées parce qu'il ne s'en forme qu'une par cellule-mère;
- b) les autres sont des tétraspores, qui se différencient par 4 aux dépens d'une même cellule-mère.

Les monospores sont pareilles par la valeur et la signification aux spores formées sur le protophyte, sauf qu'elles possèdent $2x$ chromosomes au lieu de x : ce sont des boutures sporophytiques.

Mais, au contraire, les tétraspores se forment avec réduction chromatique, et en conséquence ne possèdent que x chromosomes. Ce phénomène leur alloue une importance toute particulière, car par suite elles représentent le début du nouveau protophyte.

Si donc on considère les Algues inférieures et les Fougères, il n'y a pas non plus homologie entre les spores que ces deux catégories d'organismes forment. Toutes contiennent bien x chromosomes seulement, mais dans les Algues elles sont formées par le protophyte, et dans les Fougères par l'antiphyte, et avec réduction chromatique.

Ici une question se pose, qui en définitive est une pure question de définition, de convention, mais qui malgré tout a une certaine importance: lorsque la génération $2x$ est réduite à une seule cellule, le zygote, ou lorsque inversement c'est la génération x qui est réduite à quelques cellules seulement (Animaux, Fucacées), dirons-nous qu'il y a alternance de générations ou non? A ce sujet les avis sont partagés.

Pour von Wettstein (1904), il n'y a pas dans les Angiospermes d'alternance de générations, vu l'extrême réduction des tissus à x chromosomes. De même, chez les Algues, certains auteurs se refusent à admettre une alternance lorsque le zygote se divise avec réduction chromatique: ainsi pour Davis (1905 III) „if it (la réduction du nombre des chromosomes) takes place immediately with the germination of the sexually formed cell there is of course no sporophyte generation“ (p. 459). Strasburger (1906) pour les Fucacées, Van Wisselingh (1908) au sujet de *Oedogonium* ont des opinions semblables. Guilliermond (1910) est du même avis, et il revient sur ce point à plusieurs reprises (p. 114, 121, 136, 178, 189).

Au contraire, même dans de pareils cas de réduction extrême, soit du gamétophyte, soit surtout du sporophyte, d'autres auteurs les considèrent comme très reconnaissables et d'une réalité indéniable. Nous avons déjà vu comment Chamberlain retrouve le gamétophyte jusque chez les Animaux. Le même auteur s'est opposé avec une ardeur

fougueuse aux conceptions de Davis et Strasburger ci-dessus exposées: „*Riccia* has a sporophyte just as truly as has *Sequoia*, the extent of its development being unessential as far as the logical presence of a sporophyte is concerned. The sporophyte generation in lower plants as well as in higher begins with the fertilized egg. Whether the egg then divides once, twice, or a million times, or not at all, neither strengthens nor weakens its title to the term sporophyte. It seems to us that there is an important difference between extreme reduction and complete elimination“ (1905 III, p. 388). Lotsy avait énoncé cette manière de voir déjà en 1904 et l'a développé en 1907 dans sa *Botanische Stammesgeschichte*. De même Winkler (1908), pour lequel il y a alternance partout où il y a sexualité, et par ce fait même que celle-ci existe (p. 410). „Die befruchtete Eizelle ist, überall wo ein nicht zu bezweifelnder Generationswechsel vorhanden ist, die erste Zelle des Sporophyten, und sie bleibt das doch auch dann, wenn sie die einzige Zelle des Sporophyten bleibt. . . . Es gehört zum Wesen des Gametophyten, daß in ihm eine Reduktionsteilung unmöglich ist, eine solche kann nur im Sporophyten vor sich gehen, und wenn daher im Entwicklungsgange eines Organismus auch nur eine einzige Zelle da ist, innerhalb deren sich eine Reduktionsteilung abspielt, so ist diese als Sporophytenzelle anzusehen“ (p. 413).

Les arguments développés par Lotsy, Chamberlain et Winkler me paraissent être d'une force logique assez considérable pour entraîner la conviction; je me rallie par suite à l'opinion de ces auteurs, et admettrai l'existence d'une génération antiphytique même lorsque le zygote se divise avec réduction chromatique.

Une dernière question se pose au sujet de la conception cytologique de l'alternance des générations: le nombre des chromosomes est-il bien réellement caractéristique des deux générations alternantes? Le sporophyte en un mot est-il seul et tout entier caractérisé par le nombre $2x$, et le gamétophyte par le nombre x ? Les définitions données s'appliquent-elles à tout le défini et rien qu'au défini?

Les cas d'apogamie et de parthénogenèse somatiques (Winkler 1908), ou diploïdes (Hartmann 1908), où sporophyte et gamétophyte ont tous deux $2x$ chromosomes, — et d'apogamie et de parthénogenèse génératives (Winkler 1908), ou haploïdes (Hartmann 1908), où sporophyte et gamétophyte possèdent tous deux x chromosomes, ont amené effectivement certains auteurs à critiquer la théorie cytologique de l'alternance des générations et à révoquer en doute les concordances établies par Strasburger entre gamétophyte et x d'une part, sporophyte et $2x$ d'autre part. Ainsi Farmer et Digby (1907),

discutant les relations entre la réduction périodique du nombre des chromosomes et l'alternance des générations, aboutissent à cette conclusion que „no necessary correlation exists between the two phenomena“ (p. 197). De même, pour Goebel (1907), „die Formverschiedenheiten zwischen beiden Generationen jedenfalls mit der Chromosomenzahl nicht zusammenhängen“ (p. 135).

A mon avis, ici encore la vérité est une question de mesure, et il ne faudrait exagérer aucune des deux manières de voir opposées. Evidemment, comme le fait justement remarquer Winkler (1908), „les différences dans le nombre des chromosomes ne sont ni les seules ni les plus importantes des différences entre les deux générations“ (p. 415). Et on ne saurait que se rallier à la judicieuse réflexion de Yamanouchi (1907): „It must be admitted that in the case of apogamy at least the number of chromosomes is not the only factor which determines the character of the sporophyte and gametophyte“ (p. 146). Je ne saurais trop vivement m'associer à ces idées et attirer l'attention sur elles, surtout devant les exagérations finalement naïves auxquelles depuis quelques années se laissent trop facilement entraîner, — peut-être avec complaisance, — des savants hypnotisés par les karyokinèses et les chromosomes. Le dogme des chromosomes, l'expression n'est pas trop forte, tend à exercer une tyrannie stérilisatrice, — sa toute puissante autorité se fait jour dans le timide „at least“ de Yamanouchi —, et on ne saurait réagir avec trop de force contre de pures hypothèses qui ne tendent à rien de moins qu'à laisser dans l'ombre que la substance vivante est et avant tout une substance chimique, l'essentiel dans son métabolisme étant par suite l'ensemble des réactions qui s'y effectuent, et non pas telle ou telle apparence secondaire, et qui risquent d'engager la science, si on les pousse à bout, dans des voies sans issue. Par suite Winkler est parfaitement juste et sensé, quand il dit (1908): „Wenn ein Sporophyt durchaus typisch gestaltet ist und Sporangien trägt, wie das nach Yamanouchi (1907) bei *Nephrodium molle* der Fall zu sein scheint, so ist es gewiß gezwungen, ihn, deshalb weil seine Kerne mit der haploiden Chromosomenzahl ausgestattet sind, für eine Gametophyte zu halten; und wenn ein Prothallium wie das der somatisch apogamen Farne bei völlig normaler äußerer Gestaltung Archegonien und Antheridien mit typischen Spermatozoen zur Ausbildung bringt, so ist es gewiß natürlicher, es auch beim Vorhandensein der diploiden Chromosomenzahl in seinen Kernen für einen Gametophyten als für einen Sporophyten zu halten“ (p. 415).

Mais il est tout aussi mauvais d'exagérer ces justes critiques, et de se ralliant aux opinions de Goebel et de Farmer et Digby, de repousser une théorie qui a pour elle l'immense généralité des faits, à seule fin de faire place à quelques exceptions dues à des anomalies

de développement. L'étude des chromosomes et de leur comportement a été une étape nécessaire dans la marche de nos connaissances, et si la science est assez avancée aujourd'hui pour commencer à jeter des regards plus profonds et plus loin que la barrière qu'ils nous tracent, il n'en reste pas moins vrai qu'ils nous fournissent — et nous fourniront sans doute longtemps encore —, d'excellents points de repère, et des bases concrètes et commodes pour fixer nos idées et pour classer les faits. Considérons donc les exceptions à la loi générale comme susceptibles de contribuer efficacement à dessiller nos yeux et à nous éclairer sur la juste valeur des chromosomes et des renseignements qu'ils nous fournissent, mais n'exagérons pas non plus leur importance, et conservons-leur leur rang d'exceptions.

Ainsi donc la théorie de l'alternance des générations, basée sur ces données cytologiques et conçue grâce à elles, est parfaitement claire et précise. Ce qui causait, avant l'introduction de ces conceptions, la confusion et l'obscurité, c'était le mélange fait par les auteurs de questions d'alternance vraie et de faits de polymorphisme et de métagenèse (confusion encore faite par Lyon 1905), et l'absence de connaissances précises sur la valeur et la signification des organes de reproduction, soit sexuée, soit asexuée. L'étude cytologique et la théorie de l'alternance qui en a été la suite ont purgé la science de ces confusions et de ces erreurs, et ont dégagé une idée simple et nette de l'alternance des générations, de ses causes, de sa valeur et de ses conséquences.

L'étude des phénomènes d'alternance revient donc en dernière analyse à la détermination du moment où se fait la réduction chromatique, car la génération $2x$ débute avec la fécondation, acte très clair et parfaitement bien situé chez tous les êtres vivants. Tout ce qui s'étendra entre la fécondation et la réduction chromatique sera le tronçon $2x$; tout ce qui sera compris entre cette réduction chromatique et la plus prochaine fécondation constituera le segment x .

Le seul moyen sûr et décisif de déterminer l'époque exacte à laquelle s'effectue cette réduction est l'étude cytologique et la numération des chromosomes; malheureusement cette recherche, faite sur un grand nombre d'Animaux et de Végétaux supérieurs, est encore très peu avancée chez les Thallophytes, et il existe à peine dix espèces d'Algues sur lesquelles elle ait été menée à bien. Or, si au point de vue des faits d'alternance les Archégoniées et les Spermaphytes se répartissent en quelques groupes homogènes et nettement distincts, au contraire les Thallophytes, et les Algues en particulier, sont à ce sujet extrêmement hétérogènes. Les Algues sont un vaste groupe de débarras, différencié dans des sens très divers (l'appareil végétatif seul le

prouve surabondamment), de sorte que l'on n'est pas en droit de déduire de l'étude d'un type donné ce qui peut se passer dans les formes voisines. L'étude des Phéophycées en fournit des exemples probants. Ainsi donc, pour l'énorme majorité des Algues, la preuve en quelque sorte mathématique, numérique, de l'alternance fait défaut.

Est-ce à dire qu'à ce sujet nous soyons donc dans les ténèbres les plus absolues? Non cependant, grâce à une apparence morphologique plus frappante qui accompagne la réduction chromatique, — au moins de manière générale —, et qui depuis longtemps a retenu l'attention des observateurs. La réduction s'effectue en deux temps:

le 1^{er} temps, mitose hétérotypique, donne 2 cellules (dyades);

le 2^e temps, mitose homéotypique, donne 4 cellules (tétrades).

Et ces deux cinèses se suivent très rapidement dans le temps; les noyaux des dyades ne passent pour ainsi dire pas à l'état quiescent.

Si donc avec Lotsy (1904 I, 1904 II, 1905) nous employons le mot très rapide et très précis de *Gonotokonte* pour désigner la cellule qui se divise avec réduction chromatique, quelle que soit sa nature morphologique, zygote ou cellule-mère des spores, nous dirons que le *Gonotokonte* engendre 4 gones. Et ce processus nécessite deux séries de mitoses se succédant très rapidement dans le temps et se traduisant dans l'espace par la naissance aux dépens d'une cellule-mère initiale de quatre cellules petites-filles équivalentes entre elles. A défaut d'études cytologiques de précision, ces apparences fournissent au moins une probabilité au sujet du moment où s'effectue la réduction chromatique. C'est ainsi que, par suite, nous devons logiquement nous attendre à la voir s'effectuer lors de la genèse des tétraspores, qui, comme leur nom même l'indique, se forment par quatre aux dépens de chaque cellule-mère, et effectivement nous verrons qu'il en est bien ainsi.

II. Génération x et génération 2 x chez les Algues.

Il est très remarquable de voir combien peu les Algues ont été étudiées au point de vue de l'alternance des deux générations x et 2x. Les cytologistes se sont adonnés avec ardeur à l'étude des Végétaux supérieurs, mais fort peu de recherches ont porté sur les Thallophytes.

Ce délaissement tient, au moins en partie, à ce que le problème qui a fasciné les histologistes depuis 15 ans environ est le mode de réalisation intime de la réduction du nombre des chromosomes. Or, pour ces études, les Algues ne constituent pas un matériel favorable,

vu et le nombre souvent très grand des chromosomes (plus de 60 par exemple chez *Closterium Ehrenbergii*, d'après Van Wisselingh 1910) et les faibles dimensions et la petite taille des cellules et des noyaux (chez *Nemalion multifidum* p. ex. les noyaux ne dépassent guère $3\ \mu$ de diamètre. Wolfe 1904). De plus, des difficultés techniques d'ordres divers viennent encore rendre plus difficiles ces recherches.

Le champ a donc été peu défriché, et il l'a été inégalement; de grands progrès ont été réalisés dans l'étude des Phéophycées et des Rhodophycées, et des progrès bien moindres dans celle des Chlorophycées (Davis 1910).

Un certain nombre d'auteurs tentent de concilier les phénomènes qui se produisent lors de la gamétogenèse dans les Thallophytes avec les phénomènes corrélatifs de la réduction qui sont classiques chez les Animaux, et en particulier cherchent à retrouver chez les Végétaux des aspects comparables de plus ou moins près aux polocytes. Chez *Vaucheria*, *Oedogonium*, etc., un globule de mucus est émis par le col de l'oogone. Behrens (1890) soutient que c'est là un bouchon plasmique contenant même des noyaux, et on a voulu parfois y voir une sorte de globule polaire. Mais on sait aujourd'hui que ce bouchon n'est pas formé de substances albuminoïdes vivantes, mais de matières hydrocarbonées dérivées de la membrane de l'oogone. Schmitz considérait comme des polocytes des granulations très colorables par l'hématoxyline qui existent dans le trichogyne de diverses Floridées, en particulier chez *Gloeosiphonia*. Mais Oltmanns (1898 II) les retrouve, et est d'avis qu'en faveur de cette opinion „vorläufig kein Grund vorliegt“ (p. 111). Oltmanns, en 1889, inclinait à voir des globules polaires dans les noyaux enveloppés de traces de plasma qui sont rejetés hors des oogones des Fucacées. Mais, en 1905, il n'a plus cette opinion et ne voit là qu'un phénomène d'adelphophagie. D'ailleurs d'autres auteurs encore se refusaient à reconnaître dans les Algues des globules polaires, par exemple Klebahn (1892). Je rappelle ici que, même pour des Végétaux bien plus évolués, on a également tenté d'établir de pareilles assimilations. Strasburger (1884) tend à comparer aux polocytes les cellules ventrales du canal des Archégoniées et des Conifères, et Maupas (1889), pour lequel cette assimilation „semble d'une évidence complète“ (p. 468), trouve des faits comparables chez les Gymnospermes et les Angiospermes.

Laissant de côté ces tentatives qui, en ce qui concerne les Algues, sont par trop fantaisistes, venons en à la seule manière sérieuse et précise de procéder, et qui, je le rappelle encore, consiste à rechercher et à déterminer par l'étude cytologique le moment de réalisation des

divisions méiotiques, ou tout au moins à mettre en évidence des aspects qui en sont caractéristiques, tels que le synopsis.

Je grouperai les divers cas possibles sous deux grandes rubriques générales:

- I. Le zygote est lui-même le Gonotokonte, et par suite la génération $2x$ est réduite à 1 cellule.
- II. Le zygote n'est pas le Gonotokonte, et par conséquent la génération $2x$ est représentée par plus d'une cellule.

Le type I, comme il découle des généralités précédemment exposées, est le plus primitif phylogénétiquement, et par suite doit se rencontrer dans les Algues les plus inférieures. C'est effectivement ce qui a été constaté.

I. Le zygote est lui-même le Gonotokonte.

Dans ce cas, nous verrons le syncaryon engendrer par 2 mitoses successives quatre noyaux haploïdes. Or jamais, je l'ai déjà dit, on n'a observé de cas où les divisions méiotiques soient des mitoses végétatives ordinaires; jamais les gones ne prennent naissance sous forme de cellules banales dans les méristèmes de la plante. Nous devons donc nous attendre à ce que ces quatre noyaux haploïdes engendrés par le syncaryon aient une évolution spéciale, et ne deviennent point les centres des quatre premières cellules d'une plantule. Et en effet on constate *typiquement* que, autour de ces 4 noyaux, il s'élabore 4 zoospores, qui rompent la coque du zygote, s'échappent et vont germer chacune en une plante gamétophytique x .

Diverses déviations par rapport à ce processus typique et primitif peuvent être mises en évidence. Dans un assez grand nombre de cas, tout d'abord, il ne se forme plus 4 zoospores dans le zygote, mais un nombre moindre. Mais il se fait encore ici deux séries de mitoses, engendrant 4 noyaux; seulement, de ces 4 noyaux, un ou plusieurs ne grossissent pas et dégénèrent peu à peu; finalement ces „noyaux-nains“ se liquéfient dans le protoplasme; et, suivant que leur nombre sera 1, 2 ou 3, il se différenciera dans le zygote 3, 2 ou 1 zoospores. Mais ici encore celle-ci n'aura que x chromosomes; ici encore le sporophyte sera réduit à une seule cellule.

On a aussi observé des cas où le zygote subit plus de 2 séries de divisions avant que les zoospores ne s'individualisent: ainsi, dans nombre de formes, il sort de la coque de l'œuf fécondé 8 zoospores. Et dans ce cas, a priori, deux alternatives peuvent être réalisées:

1° ou bien la première division du syncaryon est réductionnelle, et le sporophyte est toujours réduit à une seule cellule;

2° ou bien il s'effectue une ou plusieurs mitoses typiques, à 2x chromosomes, sporophytiques de caractère, et par suite l'antiphyte n'est plus réduit au seul zygote. Si, par exemple, il sort de la coque de l'œuf 8 zoospores, on peut supposer que le sporophyte comprend 3 cellules.

En réalité, on n'a jamais fourni de preuves en faveur de cette hypothèse, et nous verrons que, dans le seul cas où l'étude cytologique précise d'une apparence pareille ait été faite, — le cas de *Coleochaete* —, on a nettement observé que la première division du syncaryon est réductionnelle. Par suite, et par extension, je rangerai, de manière provisoire, ce cas et tous les cas analogues sous la rubrique: zygote = gonotokonte, — sous bénéfice d'inventaire.

Je distinguerai 3 cas, lorsque le zygote est lui-même le gonotokonte:

A. le syncaryon subit deux séries de mitoses.

B. le syncaryon subit plus de deux séries de mitoses.

C. le syncaryon subit une seule mitose.

Le troisième cas nécessitera une discussion spéciale.

A. Le syncaryon subit deux séries de mitoses.

La première série est représentée par la mitose hétérotypique. La deuxième série par les deux mitoses homéotypiques. Il naît donc aux dépens du syncaryon 4 noyaux, et ceux-ci peuvent évoluer de deux manières différentes:

- a) tous quatre éprouvent un égal développement: quatre zoospores prennent naissance dans le zygote.
- b) 1, 2 ou 3 dégènèrent: 3, 2 ou 1 zoospores prennent naissance dans le zygote. Ce cas est dérivé du premier par introduction de l'adelphophagie.

a) Il se forme quatre zoospores.

Cette modalité est très répandue dans la famille des *Chlamydomonadinées*: (Fig. 1) *Chlorogonium euchlorum* (Krassiltschik 1882 II), *Chlamydomonas multifilis* Fresenius, *Chl. reticulata* Gorosch., *Chl. Ehrenbergii* Gorosch., *Chl. Steinii* Gorosch. (Goroschankin 1891), *Chlamydomonas Dilli* Dangeard (Dangeard 1898). Dans *Chlorogonium euchlorum* Ehrb., Dangeard (1898) a constaté directement que „aucune réduction dans le nombre des chromosomes ne se produit avant la fécondation“ (p. 107), et ce savant en avait légitimement conclu que, „comme l'observation ne prête à aucun doute, la réduction chromatique se produit à la germination de l'œuf“ (p. 108). Il n'a pas d'ailleurs pu directement observer cette réduction. Dangeard

(1898) a également effectué dans diverses Chlamydomonidées des numérations de chromosomes, qu'il est intéressant de rapporter ici:

<i>Chlorogonium euchlorum</i>	10 environ
<i>Phacotus lenticularis</i>	6—8 "
<i>Chlamydomonas Monadina</i>	30 "
" <i>variabilis</i>	10 "
" <i>Dilli</i>	10 "
<i>Cartesia cordiformis</i>	12 "

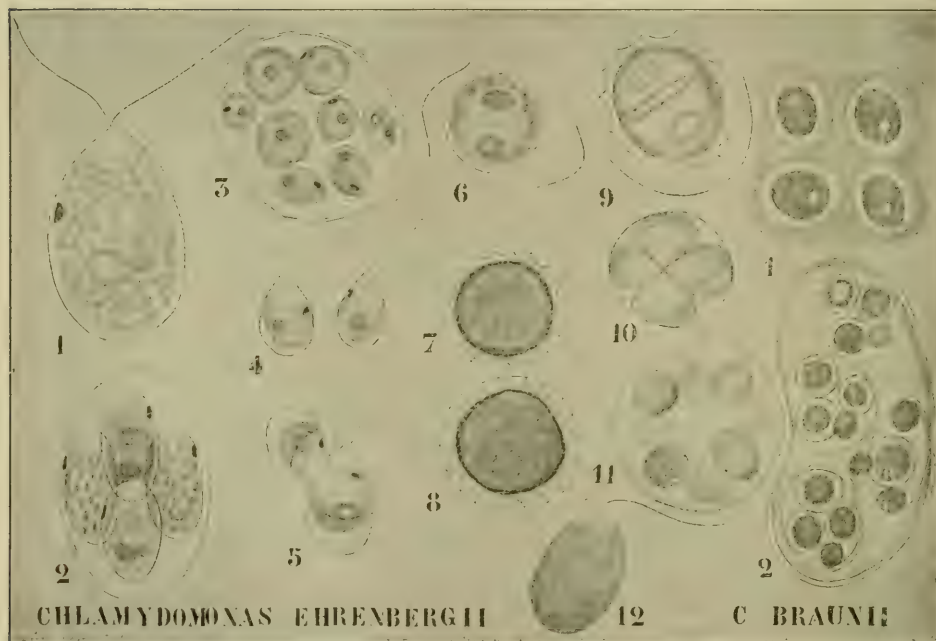


Fig. 1. *Chlamydomonas*. D'après Goroschankin (Lotsy).

I *Chl. Ehrenbergii*. — 1 Cellule adulte. 2, 3 Formation des gamètes. 4 Gamètes. 5 Copulation des gamètes. 6 Jenne zygote, entre les membranes éclatées des deux gamètes. 7, 8 Formation de la membrane du zygote et des gouttes d'huile rouge. 9, 10, 11 Germination du zygote. 12 Individu né du zygote.

II *Chl. Braunii*. 1, 2 Stades palmelloïdes.

Dangeard fait à ce sujet une remarque intéressante. Chez *Chlorogonium euchlorum*, dit-il, „nous avons cru voir quelques légères différences entre les sporanges et les gaméto-sporanges: dans les premiers, il nous arrivait de ne pouvoir compter que 8 chromosomes à la plaque équatoriale, alors que nous en trouvions souvent une douzaine aux noyaux des gaméto-sporanges“ (p. 230). Il existerait donc dans cette espèce des variations de grande amplitude du nombre des chromosomes, pareilles à celles que Della Valle a récemment mises en évidence dans la salamandre (1909).

Sur le genre *Haematococcus*, Wollenweber (1908) et Peebles (1909) ont fait des constatations pareilles à celles de Dangeard et Goroschankin sur *Chlamydomonas* et les formes voisines. Ainsi, d'après Peebles (1909), une cellule adulte de *Haematococcus pluvialis* s'enkyste, se divise en 32 ou 64 „microzoïdes“ à deux cils qui copulent deux à deux. Le zygote ainsi produit s'enkyste et se divise sous le kyste en 4 corps à deux fouets qui s'échappent et croissent en une cellule pareille à celle qui nous a servi de point de départ. Le nombre des chromosomes est chez *Haematococcus pluvialis* de 32, d'après Reichenow (1909). Des phénomènes comparables se retrouvent dans la famille des Volvocinées, d'après les recherches de Schussnig (1911) sur *Gonium pectorale*. Les gamètes, formés par 16 dans chaque cellule-mère, copulent deux à deux. Les zygotes germent si on les place dans de l'eau sucrée à 2%, et forment alors 4 microzoospores d'abord immobiles, puis qui différencient des flagelles, et dont la destinée est inconnue.

Chez *Sphaeroplea*, d'après Heinricher (1883), le zygote produit aussi 4 spores ovales. Meyer (1906) a précisé ces résultats sur *Sphaeroplea annulina* Ag. Klebs, dans *Hydrodictyon*, observe (1896) la segmentation du zygote en 4 zoospores, de même que Pringsheim (1860). De Bary (1858) constate aussi la naissance de 4 cellules aux dépens de l'œuf chez *Mesotaenium chlamydosporum*. *Ulothrix zonata* se comporte de même, d'après Klebs (1896); mais ici les spores issues du zygote demeurent toujours immobiles. Cette Algue est encore remarquable parce que les parthénospores qui s'y développent fréquemment par défaut de copulation des gamètes se divisent aussi au moment de la germination, mais en 2 zoospores seulement, et ceci constitue une forte présomption en faveur de la nature réductionnelle des deux mitoses consécutives subies par les zygotes, mitoses consécutives qui ne se retrouvent plus quand la réduction chromatique n'est plus nécessaire.

Les apparences sont les mêmes chez *Ædogonium*; mais ici le détail des processus est plus compliqué et très remarquable (Juranyi 1872). D'après ce savant, le zygote sorti de l'oogone sécrète une fine membrane et se divise ensuite en trois portions par deux plans de division situés chacun au tiers de sa longueur à partir des deux extrémités; la cellule médiane isolée de cette manière est donc deux fois plus grande que les deux extrêmes. Cette cellule médiane se divise à nouveau en deux, d'où 4 cellules qui deviennent des spores et germent en filaments. L'ensemble de ce processus dure de 3 à 4 minutes, et ses divers stades peuvent facilement se suivre sur les magnifiques figures que donne Juranyi (Fig. 2).

Les mitoses sont probablement ici aussi réductionnelles, et cette hypothèse est rendue très-vraisemblable par l'observation, due à

Van Wisselingh (1908), que, dans *Edogonium cyathigerum* Wittr., il existe 19 chromosomes dans les cellules du thalle, et ce nombre impair est très significatif. Voici ce que dit à ce sujet Van Wisselingh: „In Verbindung mit der Keimung der Oospore von *Edogonium*,

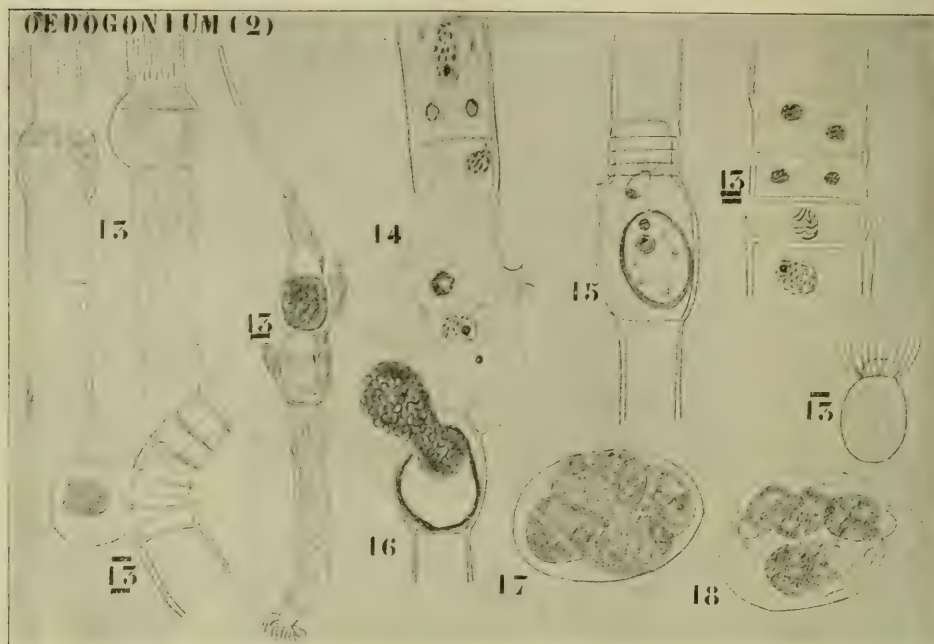


Fig. 2. *Edogonium*. D'après Pringsheim, Hirn, Klebahn, Juryani (Lotsy).
13 Formation de l'oögone. 19 *Ed. Boscii*. Filament avec des anthéridies.

19 Spermatozoïde. 14 Ouverture de l'oögone. La papille muqueuse fait saillie au dehors. 15 Oögone contenant un zygote, et montrant un anthérozoïde tardivement entré dans l'oögone. 16—18 Formation des spores dans le zygote.

19 *Ed. Braunii*. Filament avec une androspore en train de s'échapper.

19 *Ed. ciliatum*. Plantule, avec 2 oögones et 3 mâles nains.

aus welcher vier Schwärmsporen entstehen, halte ich das erhaltene Resultat von Bedeutung. Es kommt mir vor, daß *Edogonium* eine Generation mit einer einfachen Chromosomenzahl ist, und daß bei der Keimung der Oospore die Reduktionsteilung stattfindet. . . ." (p. 147).

b) Il se forme 1, 2 ou 3 zoospores.

Cette modalité est dérivée du cas précédent par l'introduction de phénomènes d'adelphophagie; le nombre des spores qui se forment aux dépens d'un zygote donné est plus faible, mais chaque spore est plus robuste et capable d'attendre plus longtemps des circonstances favorables à sa germination.

Diverses variations se rapportant à ce type sont offertes par le groupe des Conjuguées. En 1904 Lotsy dit de *Closterium* „Die Zygote besitzt also 2 x Chromosomen; da sich nun aus dieser Zygote später aber wieder die Gonen bilden müssen, muß nach der Befruchtung eine Reduktion stattfinden“ et un peu plus loin „Während der Ruheperiode der Zygote findet dann die numerische Reduktion statt“. Dès 1905, Davis (1905 III) aussi émettait l'idée que „the four nuclei found in the germinating zygosporos of the desmids and *Spirogyra* may indicate divisions concerned with reduction phenomena“ (p. 459), et de récentes études cytologiques ont pleinement confirmé cette hypothèse. Étudions par conséquent le détail des phénomènes.

C'est sur les *Desmidiées* que les détails de la germination ont été suivis tout d'abord avec le plus d'exactitude, principalement par Klebahn (1888) (c. Fig. 3).

Dans *Closterium* (probablement *Closterium Lunula* var. *submoniliferum*), le zygote jeune contient 2 noyaux et 4 chromatophores. Puis les chromatophores se fusionnent. Quant aux noyaux, ils demeurent indépendants jusqu'au printemps qui suit l'année où le zygote s'est formé. Alors seulement ils se rapprochent, s'accolent, puis copulent. Les nucléoles copulent eux aussi. Le zygote, entouré de sa membrane interne, s'échappe de sa coque externe, et le syncaryon entre en voie de division.

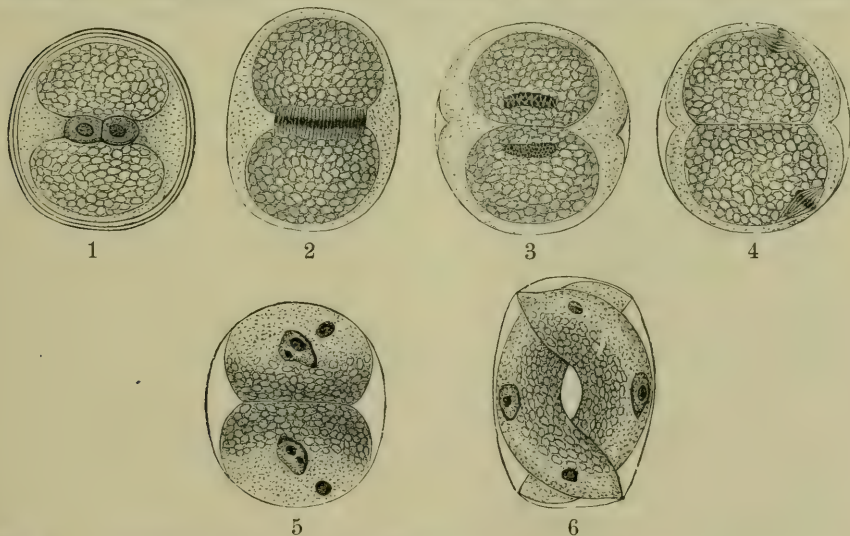


Fig. 3. Germination du zygote de *Closterium*. D'après Klebahn (Oltmanns). 1 Zygote avant la copulation des pronuclei. 2 Première mitose du syncaryon (hétérotypique). 3 Stade binucléé. 4 Deuxième mitose (homéotypique). 5 Stade à deux cellules, avec dans chacune un noyau-nain (Kleinkern) et un noyau-géant (Großkern). 6. Différenciation de la forme des deux germes.

Au fuseau se place une „äquatoriale Reihe von stark gefärbten Körnern“, et il ne se différencie pas de plaque cellulosique entre

les deux noyaux-fils. Puis la deuxième division de chacun de ces deux noyaux s'effectue, „ohne daß sie, wie es scheint, zuvor in das Stadium des ruhenden Kernes eingetreten wären“ (p. 421).

Ainsi prennent naissance 4 noyaux, deux dans chacun des hémisphères du zygote. Mais très vite les dimensions de ces noyaux deviennent très différentes. Dans chacune des moitiés du zygote un se développe et grandit, renferme un ou deux nucléoles, l'autre au contraire demeure minuscule; ce sont les „Großkern“ et „Kleinkern“ de Klebahn. Chacun des deux hémisphères du zygote sécrète maintenant une membrane; chacun contient un chromatophore. Ces deux moitiés se déforment, deviennent „wurstförmig“, le noyau nain émigre à une extrémité de ces fuseaux, les chromatophores évoluent peu à peu vers leur forme définitive; et, durant la sortie de ces plantules hors de la coque du zygote, les noyaux-nains achèvent de disparaître. Mais que deviennent-ils au juste? Klebahn insiste sur ce fait que leur disparition est soudaine; et, d'après lui, si ces noyaux se désagréaient peu à peu au sein du protoplasme, on devrait trouver les divers stades de cette dissolution. Aussi Klebahn ne croit pas que telle soit la destinée des noyaux-nains. Au contraire, „da ich einige Keimlinge fand, in welchen er dem Großkern sehr nahe lag, so ist es mir am wahrscheinlichsten, daß er sich mit letzterem vereinigt“ (p. 423). Mais Klebahn lui-même reconnaît n'avoir pas observé les divers stades de cette caryogamie. Or, si elle avait réellement lieu, sa marche serait certainement beaucoup plus facile à suivre que les processus de dissolution du noyau-nain dans le plasma. Pour toutes sortes de raisons celle-ci demeure infiniment plus vraisemblable; Klebahn a sans doute été influencé, dans son interprétation des phénomènes et des stades critiques, par certaines observations de Chmielewsky, que je rapporterai plus loin.

Chez *Cosmarium* (peut-être *Cosmarium Botrytis* Bory), Klebahn a observé des apparences très semblables. Le zygote mûr renferme deux chromatophores et deux noyaux. Ces deux pronuclei se fusionnent plus tard, passent au fuseau, sur lequel s'insèrent les chromosomes, en forme de granules ou de courts bâtonnets. „Eine Kernrekonstruktion scheint auch hier nicht einzutreten, sondern es bilden sich sofort zwei neue Spindeln“ (p. 425). Ici encore deux noyaux évoluent en noyaux-nains; leur contenu est homogène. Klebahn n'a pas pu fixer leur destinée.

Klebahn a observé dans *Cosmarium* diverses anomalies de ce développement. Ainsi il a trouvé parfois les deux noyaux-nains réunis dans une même cellule. Il croit que celle-ci pouvait germer quand même.

Cosmarium forme assez fréquemment des parthénospores. Leur noyau se divise également deux fois (contrairement à ce qui a lieu chez *Ulothrix zonata*), et les figures de Klebahn (fig. 34 et 35) sont

très démonstratives sur ce point. Mais, de ces quatre noyaux, un seul évolue de manière normale; les trois autres deviennent des noyaux-nains, et en fin de compte disparaissent, de sorte que la parthénospore ne donne naissance qu'à une plantule: le rapport $\frac{1}{2}$ du nombre des plantules engendrées par les parthénospores à celui que fournissent les zygotes est donc ici aussi conservé, et coïncide avec les résultats fournis par *Ulothrix*. Dans un cas cependant, Klebahn a observé la formation de deux „großkerne“ dans une parthénospore.

Les phénomènes qui se produisent ainsi à la germination des spores des Desmidiées rappellent étroitement des divisions méiotiques, et O. Hertwig (1893, p. 225), Strasburger (1894 II, p. 865) et Karsten (1899, p. 176), les envisagent effectivement comme liés à des processus de réduction chromatique. Il est en effet de très fortes présomptions en faveur de cette interprétation. Les deux mitoses se suivent très rapidement, sans que les noyaux passent par un stade de repos, ce qui est le cas général au cours des deux mitoses allotypiques. Et, de plus, la forme des chromosomes, au cours de la première cinèse du synkaryon, offre des particularités qui sont très analogues à celles que présentent les chromosomes hétérotypiques chez les Végétaux supérieurs. Dans *Cosmarium*, ce sont des granules ou de courts bâtonnets, et, chez *Closterium*, des granules fortement colorés. Or les chromosomes des mitoses végétatives de *Closterium* ne présentent pas du tout cette forme. Fischer (1883) figure des chromosomes filamenteux; Van Wisselingh (1910) parle de chromosomes de longueur variable, quelques-uns étant filiformes; et Lutman (1911), qui a procédé à une étude approfondie de la division karyokinétique sur *Closterium Ehrenbergii*, représente (fig. 25, 26, 27, 28 de la planche XXIII) des chromosomes filiformes, particulièrement nets sur la figure 26. La différence avec les aspects dessinés par Klebahn est extrêmement considérable, — et, même en remarquant que ces deux auteurs n'ont pas étudié la même espèce, ne peut être expliquée que par la non-similitude de nature des deux catégories de karyokinèses. Pour raisons d'analogie, il est, je crois, tout à fait rationnel de considérer les chromosomes dessinés par Klebahn comme des gemini hétérotypiques, et, même en l'absence de constatation directe, l'ensemble des faits rappelés ci-dessus constitue un faisceau de preuves extrêmement nettes en faveur de la nature réductionnelle des divisions du zygote des Desmidiées. Les Zygnémacées vont nous offrir des phénomènes comparables, et dont ici la signification réelle a été fixée de manière indiscutable par des études cytologiques précises.

Les phénomènes histologiques qui, dans les *Zygnémacées*, accompagnent la fécondation ont été longtemps discutés, et la destinée des chromatophores et des noyaux n'a été fixée définitivement que par des recherches récentes.

Dès 1890, Chmielewsky avait fourni une description de ces phénomènes, relative à *Spirogyra crassa*. Dans les zygotes jeunes, les deux pronuclei se rapprochent et grossissent quelque peu, durant la formation des membranes d'enveloppe du zygote. Quand celui-ci prend sa coloration brune caractéristique, ces deux noyaux copulent, et le syncaryon presque aussitôt entre en cinèse. Les deux noyaux-fils se redivisent: d'où 4 noyaux. De ceux-ci, deux se rapprochent; ce sont les noyaux secondaires de Chmielewsky. Les deux autres se divisent amitotiquement, et finissent par se fragmenter et par disparaître.

Les noyaux secondaires diffèrent par l'aspect des pronuclei, ce qui permet, même une fois leurs deux noyaux-frères fragmentés et disparus, de reconnaître à quel stade de sa vie en est le zygote. D'après Chmielewsky, les pronuclei n'auraient pas de membrane (il est probablement plus exact de dire que leur membrane manque de netteté), tandis que celle des noyaux secondaires est extrêmement précise. De plus les pronuclei fixent les colorants avec une plus grande intensité. Les deux noyaux secondaires se fusionnent, et, en Octobre, tous les zygotes ont à nouveau un seul noyau.

Chmielewsky croyait par suite à deux fécondations successives. Les deux noyaux-nains seraient d'après lui des polocytes, et les deux noyaux secondaires de vrais noyaux sexuels. Chez *Spirogyra longata*, Chmielewsky a observé à la métaphase des divisions du syncaryon 4 chromosomes; c'est là la seule indication qu'il donne à ce sujet.

Karsten (1908) a repris la série de ces observations sur *Spirogyra jugalis* Kg. Le zygote, 8 à 20 jours après la fécondation, forme une membrane épaisse et brune. Dans le zygote ainsi mûri, les pronuclei se fusionnent; les nucléoles copulent aussi.

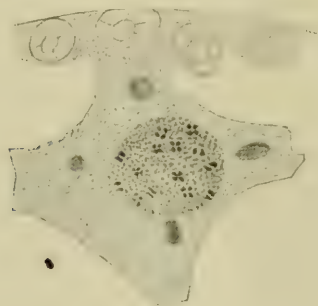


Fig. 4.

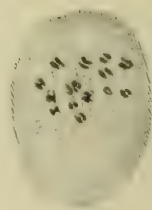


Fig. 5.

Fig. 4 et 5. *Spirogyra* d'après Karsten. Fig. 4. Les chromosomes sont différenciés et clairement deux fois fissurés, l'une des fissures commence déjà à disparaître. Fig. 5. Commencement de la diacinèse.

Puis le syncaryon se divise, et, conformément aux résultats obtenus par Berghs (1906) sur *Spirogyra nitida*, pour les mitoses végétatives, Karsten pense que les chromosomes se forment aux dépens du volumineux nucléole de fusion. Celui-ci en effet devient granuleux, sa forme tend à être irrégulière, et ces changements fournissent un assemblage de corps fortement colorables, qui, au dernier moment de leur différenciation, sont sans hésitation identifiables à des chromosomes (Fig. 4 et 5). Ceux-ci donnent naissance à 14 tétrades, formées de 28 chromosomes courts et épais, groupés par paires et fissurés transversalement. Donc

$$\begin{aligned}x &= 14 \\2x &= 28.\end{aligned}$$

Mais ensuite les deux moitiés de chaque chromosome se refusionnent: d'où des gemini typiques et une diacinèse absolument semblable à celle qui s'observe lors de la sporogénèse des Cormophytes.

La première division est hétérotypique, et la deuxième mitose s'effectue avec le nombre haploïde de chromosomes. Ainsi le nombre diploïde des chromosomes n'existe que dans le syncaryon, et la première division de celui-ci est réductionnelle.

Le parallélisme entre la réduction chez *Spirogyra* et la réduction chez les plantes supérieures est si étroit que Karsten n'hésite pas à les assimiler. Des quatre noyaux ainsi formés aux dépens du noyau du zygote (Fig. 6), trois dégénèrent, et, pour Karsten, c'est là une preuve de la conservation de tout le matériel nutritif et évolutif pour une seule cellule reproductrice, phénomène qui trouve des analogues dans le développement de certaines mégaspores et dans la maturation de l'œuf des animaux.



Fig. 6. *Spirogyra* d'après Karsten.
Zygote avec les quatre noyaux.

Antérieurement aux recherches de Karsten, Tröndle avait, en 1907, étudié les zygotes de diverses Spirogyres (*Spirogyra communis*, *Sp. neglecta* Kützg. et *Sp. Spreeciana* Rabenhorst), et n'y avait jamais pu constater qu'un seul noyau. Et il en avait conclu à une erreur de la part de Chmielewsky. Mais, en 1911, il reprend ses

études sur *Spirogyra calospora* Cleve, *Sp. longata* Kützg., et *Sp. neglecta* Kützg., et observe cette fois la série de phénomènes décrite par Chmielewsky et Karsten. Chez *Spirogyra neglecta* Cleve, le syncaryon donne naissance à 12 tétrades, qui, d'après l'auteur, seraient des tétrades-bâtonnets, au sens de Grégoire (1905), et, à la première mitose, ces tétrades se dissocient, envoyant à chaque pôle les deux segments chromatiques d'une même rangée horizontale. A la prophase de la 2^e division, apparaissent 12 chromosomes simples, qui se divisent et émettent douze chromosomes-fils dans chacun des deux noyaux qui résultent de cette karyokinèse. Tröndle n'a d'ailleurs pas pu décider si cette division des chromosomes s'effectue longitudinalement ou transversalement; mais il penche en faveur de cette dernière alternative. Il n'a pas pu non plus élucider l'évolution ultérieure et la destinée des 4 noyaux ainsi contenus dans le protoplasme du zygote: mais il pense que, de même que dans le *Spirogyra jugalis* étudié par Karsten, 3 dégénèrent et un seul persiste; par conséquent, il ne se produirait pas ici, pas plus que chez *Spirogyra jugalis*, de ces fusions de noyaux secondaires décrites par Chmielewsky.

En tout cas, chez *Spirogyra neglecta*, la première division du syncaryon est réductionnelle, et ici encore la génération 2x réduite à une seule cellule et à une seule génération de noyaux.

Je placerai ici, à cause de la manière dont s'y effectue la réduction chromatique, le genre *Zygnema*, récemment étudié par Kurssanow (1911). Ce savant a fait porter ses travaux sur les deux espèces *Z. cruciatum* Ag. et *Z. stellinum* Kirchn. Les gamètes copulent surtout la nuit. Les noyaux se fusionnent bientôt après la fécondation (contrairement à ce qui a lieu dans les Spirogyres). Kurssanow a suivi en détail le processus karyogamique. Les nucléoles, après s'être rapprochés, copulent eux aussi (chaque pronucleus en possède un). Dans *Z. stellinum*, la copulation des pronuclei s'effectue d'ailleurs en général plus tard que chez *Z. cruciatum*. *Zygnema stellinum* a été seul étudié au sujet de la destinée des zygotes. Deux semaines après la fécondation, la mésospore brunit, et en même temps deux des quatre chromatophores disparaissent (déjà observé par Chmielewsky); il n'en subsiste que le corps central du pyrénioïde, qui lui aussi finit par se fragmenter en granules fortement colorables par le violet de gentiane. D'après Kurssanow, ce seraient les chromatophores ♂ qui disparaîtraient ainsi; il déduit cette conclusion de certaines particularités dans la position des chromatophores à l'intérieur du zygote.

De 30 à 40 jours après la conjugaison, le syncaryon se divise. Il s'arrondit et prend une forme régulière. La chromatine s'accumule à un de ses pôles et se différencie progressivement en filaments disposés en couronne; c'est un synapsis typique. Ces filaments sont

simples; jamais l'auteur n'a observé de traces de duplicisme. Le nucléole persiste et joue un rôle purement passif.

Le passage du synapsis à la diacinèse est sans doute très rapide, car Kurssanow n'a pas trouvé de stades intermédiaires à ces deux états. A la diacinèse, les chromosomes ont la forme de quadrilatères ou de rhombes; puis ils prennent des formes en biscuit. Il en existe de 25 à 28 (Merriman, en 1906, avait compté 30 chromosomes environ chez *Zygnema*). La forme en biscuit de ces chromosomes pourrait à première vue les faire prendre pour des gèmini. Mais ce n'est pas le cas; ce sont des chromosomes isolés, et en nombre diploïde.

Cependant, au fuseau bipolaire ne s'insèrent que 12 à 14 corps chromatiques, c'est-à-dire le nombre haploïde; et effectivement Dangeard (1909) avait compté dans les divisions végétatives de cette même espèce 12 chromosomes. Kurssanow cependant tient le nombre 14 pour plus vraisemblable; mais la numération est fort difficile. (Les différences entre les numérations de Dangeard et les siennes tiennent d'ailleurs peut-être, fait remarquer Kurssanow, à ce qu'ils ont observé des variétés différentes. Il rapproche ces légères variations de celles qu'a étudiées Gates dans les mutantes de *Oenothera lamarckiana*.)

Donc le nombre des chromosomes à la fin de la prophase est deux fois plus petit qu'à la diacinèse; il a dû s'effectuer un couplement des chromosomes deux par deux en 14 gèmini. Mais Kurssanow n'a pas observé ce phénomène avec toute la netteté désirable, par suite de la rapidité avec laquelle ces stades sont franchis.

Le mode de réduction s'écarte donc des types habituels par l'absence de duplicisme des filaments synaptiques, et par la différenciation aux dépens du pachynema, non pas du nombre haploïde de chromosomes, mais du nombre diploïde. D'après Kurssanow, *Zygnema* offrirait un telorynapsis (fusions end-to-end de Montgomery) au sens des auteurs américains, d'où l'absence de duplicisme des filaments chromatiques au stade du bouquet; et il compare ces apparences à celles que Schaffner (1909) a étudiées chez *Agave virginica*. Dans cette Angiosperme également apparaît tout au début de la diacinèse le nombre diploïde des chromosomes.

La 2^e mitose s'effectue sans stade quiescent, semble-t-il, et les deux figures cinétiques montrent environ 14 chromosomes. D'où 4 noyaux dans le zygote, très petits, et parsemés de taches irrégulières de chromatine.

Puis un de ces noyaux se met à grandir; il apparaît dans son intérieur quelques corpuscules nucléoliformes, et les taches de chromatine, jusque là dispersées et indépendantes, s'unissent graduellement en un réseau nucléaire; puis tous les corps nucléoliformes se fondent en un seul volumineux nucléole.

Les trois autres noyaux (noyaux-nains de Klebahn) évoluent dans une direction inverse; les granules de chromatine se fusionnent, le noyau se résout en un amas de granules très fortement colorables. La destinée ultérieure de ces noyaux dégénérescents n'a pas pu être suivie par Kurssanow.

Kurssanow a observé quelques déviations particulièrement intéressantes à ce processus de développement de beaucoup le plus général.

1° Tout d'abord, dans un cas, il a observé un noyau-nain seulement; les trois autres se développent et grandissent. Mais la suite de l'évolution n'a pas été éclaircie.

2° Mais, de plus et surtout, dans 0.3 % des zygotes (Kurssanow a examiné en tout 7000 zygotes), il n'a constaté que deux noyaux-nains; cette anomalie était donc relativement assez fréquente. Les deux noyaux volumineux (Großkerne) contenus dans chacun des ces œufs se mettaient au contact, et Kurssanow a pu suivre la germination de ces zygotes binucléés; les deux noyaux persistent toujours séparés et indépendants.

Dans quelques cas cependant, il paraissait s'effectuer une fusion de ces deux noyaux en un syncaryon pourvu de deux nucléoles, et ainsi se trouveraient tardivement vérifiées les observations déjà anciennes de Chmielewsky. Mais Kurssanow n'a pas suivi sans laisser de lacunes l'évolution antérieure de ces zygotes, en sorte qu'il est toujours possible que ce ne fussent point là des cas de fusion de noyaux secondaires, au sens de Chmielewsky, mais seulement des cas de caryogamie tardive des pronuclei des gamètes. Chmielewsky reste donc toujours le seul à avoir vu les phénomènes qu'il a décrits.

Kurssanow attribue encore une certaine importance à ces cas où deux noyaux seulement dégénèrent, au point de vue des affinités des Zygnémacées. C'est là en effet le cas normal dans les Desmidiées, comme on l'a vu plus haut, et ce fait, pour Kurssanow, parle en faveur de la parenté des deux groupes, parenté révoquée en doute, ces dernières années, par certains auteurs.

Zygnema stellinum nous a offert dans la réduction chromatique une particularité remarquable: la réalisation tardive du nombre haploïde des chromosomes aux dépens des chromosomes en nombre diploïde apparus au début de la diacinèse. Et cette espèce fait à ce point de vue la transition vers *Spirogyra calospora* et *Sp. longata*, où, d'après Tröndle (1911), le nombre haploïde ne se réalise que plus tardivement encore.

Chez *Spirogyra calospora*, les noyaux ♂ et ♀ ne sont pas fusionnés dans le zygote jeune, mais cette copulation ne s'effectue que dans l'œuf déjà âgé. Le noyau de fusion, très volumineux, possède deux

nucléoles, et il se divise aussitôt et sans période quiescente. Au fuseau diarche-apolaire s'insèrent 16 à 18 chromosomes, et il se reconstitue à la télophase deux noyaux-fils pourvus chacun d'un nucléole très nettement étoilé. Au cours de cette première division, „werden die Chromosomen geteilt, so daß jeder Tochterkern deren 16—18 enthält“ (p. 601). Ces deux noyaux se divisent bientôt, synchroniquement. Les chromosomes naissent aux dépens du nucléole, mais il ne s'en forme que 8 à 9. Donc très probablement

$$\begin{aligned} 2x &= 18, \\ x &= 9. \end{aligned}$$

La réduction chromatique ne s'effectue qu'au moment de la deuxième mitose. „Ganz genau war die Zahl nicht bestimmbar, doch ergab sich mit völliger Sicherheit, daß sie im zweiten Teilungsschritt nur halb so groß ist wie im ersten“ (p. 602).

Ainsi se forment 4 noyaux. Trois d'entre eux dégénèrent, le quatrième grandit et subsiste. Jamais Tröndle n'a observé d'aspects susceptibles de faire songer à une fusion de deux noyaux secondaires.

Les phénomènes sont fondamentalement les mêmes chez *Spirogyra longata*. Les deux pronuclei copulent dans le zygote déjà âgé, et les nucléoles ici encore se fusionnent. Il apparaît à la première mitose 20—22 chromosomes, qui se divisent; par suite chaque noyau-fils reçoit 20 à 22 chromosomes. Mais, dans les deux mitoses conjuguées consécutives à cette première division, n'interviennent que 10 à 12 chromosomes; c'est tout à fait identique au cas de *Sp. calospora*. Ici aussi 1 noyau grandit, les trois autres dégénèrent, et le zygote redevient ainsi uninucléé.

Les Spirogyres offriront donc deux types de réduction chromatique:

Type a: *Sp. jugalis* et *neglecta*.

Type b: *Sp. calospora* et *longata*.

Dans le type b, la première division de réduction s'effectue avec le nombre diploïde des chromosomes, et chacun des 2 noyaux-fils qu'elle engendre reçoit $2x$ chromosomes. Mais à la division suivante apparaît soudainement le nombre x . Ce mode de réduction diffère donc du mode général de réduction observé chez les Végétaux, dans lequel le nombre haploïde des chromosomes apparaît dès la première division réductionnelle.

Dans le type a d'autre part, la première division s'effectue sur un nombre didiploïde de segments chromatiques, mais groupés en tétrades; il existe donc x tétrades, le nombre des groupes chromatiques qui jouent dans cette division est donc haploïde.

Ces deux types ne sont d'ailleurs pas à opposer d'une manière absolue. Pour Tröndle, la différence qui les sépare tient seulement

à ce que, dans le type a, les chromosomes sont situés côte à côte, deux par deux, ce qui n'a pas lieu chez *Sp. calospora* et *longata*. Ce deuxième type serait le plus primitif, et le type *jugalis* et *neglecta* dérivé. De ce dernier type, dans lequel les chromosomes s'unissent deux par deux en cheminant vers les pôles, on passe à la modalité représentée par *Zygnema stellinum*, où, d'après Kurssanow, il existe au début de la diacinèse $2x$ chromosomes, et seulement x à la métaphase; et de là encore on passerait au type des Végétaux supérieurs, dans lequel le nombre haploïde apparaît dès le début de la diacinèse, par une fusion encore plus précise des chromosomes deux par deux.

Tröndle distingue encore deux modalités dans les Spirogyres, d'après le moment où s'effectue la réduction. Dans une première modalité, originelle d'après lui, la réduction s'effectue avant la germination du zygote, qui la suit immédiatement; — dans une deuxième, dérivée, la réduction se réalise aussitôt après la fusion des pronuclei ♂ et ♀, sans même parfois que le syncaryon éprouve un stade de repos. Le premier cas serait réalisé dans *Sp. jugalis* (Karsten), et le deuxième chez *Sp. neglecta*, *calospora*, *elongata* (Tröndle), et *Sp. crassa* (Chmielewsky); — et aussi, pense Tröndle, dans *Sp. communis*, et ceci expliquerait ses échecs de 1907, où il n'avait étudié que des zygotes beaucoup trop âgés. Chez les Zygnémacées, il ne naîtrait donc aux dépens du zygote qu'une spore, trois des quatre noyaux dégénérant, — abstraction faite des cas anormaux et exceptionnels.

Chmielewsky (1890) considérait comme des globules polaires les deux noyaux dont il observait régulièrement la dégénérescence chez les Spirogyres, et le mot „Richtungskerne“ est même intercalé dans son mémoire écrit en langue russe (p. 56). Et, d'après une communication écrite à Klebahn (Klebahn 1892, p. 255), il considérait comme ayant la même signification les „noyaux-nains“ de *Closterium* et de *Cosmarium*.

Mais cette analogie n'est point en tout cas parfaite, car, comme le fait remarquer Klebahn (1892), ces deux noyaux-nains ne se différencient tous deux qu'après la deuxième mitose, contrairement à ce qui se passe pour les polocytes des Animaux.

Il serait très important d'étudier au point de vue de la réduction chromatique le genre *Mougeotia*. On ne possède sur cette Algue qu'une observation ancienne de De Bary (1858), faite sur *Mougeotia laetevirens* Wittr.; d'après ce célèbre botaniste, le noyau du zygote forme, par deux séries de mitoses, quatre noyaux, sans que la cellule se divise. Puis ces quatre noyaux se divisent à leur tour, et en même temps se forment des cloisons cellulaires; d'où 5 cellules, dont les trois plus internes possèderaient chacune 2 chromatophores et 2 noyaux (p. 16—19 et planche III, fig. 1—13).

Il serait très désirable que ce cas en apparence si aberrant fut à nouveau étudié.

La réduction chromatique semble également s'effectuer au moment de la germination du zygote dans tout un ensemble d'Algues extrêmement nombreuses, les *Diatomées planktoniques*. Pour résumer la chose en deux mots, on a des raisons de penser que, dans le corps de ces Diatomées planktoniques, il se différencie à certaines époques des gamètes, appelés ici microspores, qui s'échappent de la cellule-mère, copulent deux à deux, et les zygotes ainsi produits se transformeraient directement en gonotokontes.

Peragallo (1906) a rappelé que c'est à Rabenhorst que revient l'honneur d'avoir le premier observé les microspores des Diatomées planktoniques. Rabenhorst, en effet, dit (1853) que les Diatomées se reproduisent par 3 procédés:

- a) par division,
- b) par copulation simple ou double,
- c) par véritables spores.

„La cellule se gonfle en une vésicule et se remplit en même temps de spores plus ou moins nombreuses, tout d'abord irrégulières, et qui, par la suite, prennent une forme régulière, ovale allongée. Dès qu'elles ont cette forme, il se produit dans la lumière de la cellule un courant dirigé de droite à gauche; la cellule-mère se fend, les spores s'échappent, et à ce moment on voit à leur extrémité antérieure claire deux cils raides. Elles montrent de faibles mouvements de natation, de très courte durée, se fixent, et atteignent en un temps très court la taille de la cellule-mère, ou même la dépassent. L'existence de la cellule-mère cesse avec cet acte de procréation“ (p. 3). Rabenhorst donne (pl. X, fig. 18) un dessin représentant ces phénomènes chez *Melosira varians*, d'après ses observations.

Mais il est assez discutable qu'il s'agisse bien là de microsporulation. Dès 1871, Pfitzer rapportait ces apparences à des parasites développés dans le *Melosira*, et Karsten (1907) a fourni aussi contre cette observation un certain nombre d'objections (p. 272):

1° cette observation a été faite une seule fois, malgré des recherches sans nombre, et jamais personne n'a pu la renouveler.

2° la description du phénomène est tout à fait insuffisante, malgré son apparente précision; en particulier la destinée des chromatophores n'est pas indiquée.

3° jamais on n'a vu, au cours des observations plus récentes, la microsporulation s'effectuer dans une cellule déjà grossie en une auxospore („zur Auxospore anschwellende Zelle“).

Karsten interprète d'une tout autre manière les faits observés par Rabenhorst. Rabenhorst a observé la différenciation

d'une auxospore, au cours de laquelle le perizonium éclata, et le plasma s'échappa avec les petits chromatophores. Les courants de diffusion éprouvés par cette masse imprimèrent aux chromatophores des mouvements, et cette apparence aurait encore contribué à induire en erreur Rabenhorst. Ainsi s'expliquerait que les mouvements de ces spores aient été „de très courte durée“. Quant à l'accroissement des prétendues spores en cellules de même taille que la cellule-mère, Rabenhorst ne le figure point, et Karsten le rapporte à ce que „die ins Wasser ausgetretenen Chromatophoren, beim alsbaldigen Absterben sich aufblühend, die ungefähre Größe der Mutterzelle erreichten“ (p. 272).

Mais, si cette première observation demeure douteuse, Murray, en 1896, vit indiscutablement la microsporulation chez *Chaetoceros borealis*, *constrictus* et *curvisetus*, et *Coscinodiscus concinnus*. Il observe la division du contenu cellulaire en 2, 4, 8, 16 parties qui s'arrondissent et deviennent des microspores pourvues de chloroleucites. Murray n'a pas étudié l'évolution des noyaux au cours de cette sporulation, et n'a pas non plus fixé la destinée de ces spores. Mais, ayant observé des amas de 8 ou 16 petites cellules de *Coscinodiscus* enveloppées dans une même coque gélatineuse, il les croit faire partie du même cycle de développement, sans avoir pu d'ailleurs le prouver (p. 207).

Coombe (1899) vérifie ces résultats sur *Coscinodiscus*. Il y observe, non pas seulement 26, mais 32 microspores, dont la destinée lui demeure inconnue.

Gran (1902) voit, chez *Rhizosolenia styliiformis*, sur du matériel fixé, jusqu'à 128 noyaux naître dans une cellule, et c'est lui qui, le premier, a observé des phénomènes nucléaires, au cours de la sporulation des Diatomées planktoniques.

La même année, Bergon (1902) découvre à Arcachon la sporulation de *Biddulphia mobiliensis* Bailey. Les spores y sont tout à fait pareilles à celles que Murray dessine chez *Coscinodiscus concinnus* et *Chaetoceros borealis*. D'ailleurs Bergon a revu lui-même les spores dans ce *Chaetoceros*. Il observe, chez *Biddulphia*, 64 spores par cellule. Comme l'avait fait Murray, il rapproche de ces spores les agglomérations de frustules qu'il rencontre dans *Rhizosolenia Stollterfothii* Peragallo, *Chaetoceros* et *Asterionella spathulifera* Cleve sans pouvoir autrement préciser les rapports entre les deux.

En 1903, Bergon complète la série de ses observations. Il voit les spores devenir mobiles à l'intérieur même des cellules-filles. „Les spores sont douées d'un vif mouvement de rotation et munies de flagellums (deux ordinairement) relativement longs et renflés globuleusement à leur extrémité libre“ (p. 169). En s'agitant à l'intérieur

du corps de la mère, ces spores flagellées en désembroient les valves, et elles s'échappent; puis elles paraissent se fixer aux corps étrangers. Bergon n'a pas pu déterminer leur évolution ultérieure.

Il a de plus observé ces spores, non pas seulement chez *Biddulphia mobiliensis* Bailey, mais chez *Chaetoceros Weissflogii* Schütt (ou *Ch. teres* Cleve?) et dans *Ditylium Brightwellii*.

Enfin, en 1907, Bergon publie l'ensemble de ses observations. La cellule-mère des microspores se divise en deux masses plasmiques, les deux calottes sporangiales, dans chacune desquelles se forment 32 spores, parfois plus, souvent moins. Ces spores sont sphériques ou subovales, et elles se meuvent activement à l'aide de flagellums que Bergon a vus avec une parfaite netteté. „Un assez grand nombre de spores n'ont aucun flagellum. Le liquide fixateur en est peut-être la cause, car j'ai remarqué que, rétractant par son action ces filaments si extraordinairement ténus, il les brise fréquemment et doit même pouvoir en détériorer profondément quelques-uns et les détruire“ (p. 348). Bergon a de plus constaté la sporulation chez *Dactylosolen hyalinus* Cleve, *Rhizosolenia styliformis* Brightw. et *Bacteriastrum varians* Landier. Mais il a été impuissant à fixer le sort des microspores échappées des sporanges.

Gran (1904) étudie la formation des microspores, sur le vivant cette fois, chez *Chaetoceros decipiens* (étude faite en Mai 1903. Donc dans cette espèce la microsporulation s'effectue au printemps). Et de plus, sur matériel fixé, il suit l'évolution des noyaux et des chromatophores. Il se forme 32 microspores par cellule. Il ne partage point les idées de Murray et de Bergon sur les rapports qui pourraient exister entre ces spores et les groupes de frustules enveloppés d'une même masse gélatineuse, qu'il tient pour „absterbende von Gallerte umhüllten Massen, rein pathologisch zu erklären“.

C'est également en 1904 que Karsten parvint, sur le matériel particulièrement abondant de l'expédition du Valdivia, à élucider dans le détail une grande partie de l'histoire des microspores. Il a exposé ces résultats en 1904 et 1906, d'abord dans les Berichte de la Société Botanique Allemande, puis dans les Comptes-Rendus de l'Expédition du Valdivia.

Dans une prise de plankton de surface (de 0 à 30 mètres de fond), à côté de cellules normales de *Corethron Valdiviae* et de très nombreuses auxospores de cette forme, Karsten a observé un nombre „extraordinairement grand“ (p. 107) de cellules dans lesquelles le nombre des noyaux s'élevait à 2, 4, etc., et jusqu'à 128. Au stade de deux noyaux, le plasma ne subit pas de variation. Au stade 4, le protoplasme se segmente en 4 masses. Puis il s'en

fait 8, 16, 32, 64 et 128, de plus en plus petites, arrondies et uninucléées (Fig. 7). Les noyaux se divisent toujours synchroniquement, et les chromatophores se divisent aussi.

Des individus de toutes tailles sont ainsi capables de se diviser en 128 morceaux. Par suite ceux-ci ont, dans diverses cellules-mères, des tailles très différentes.

Karsten discute quelle peut bien être la destinée et le rôle ultérieur de ces microspores.

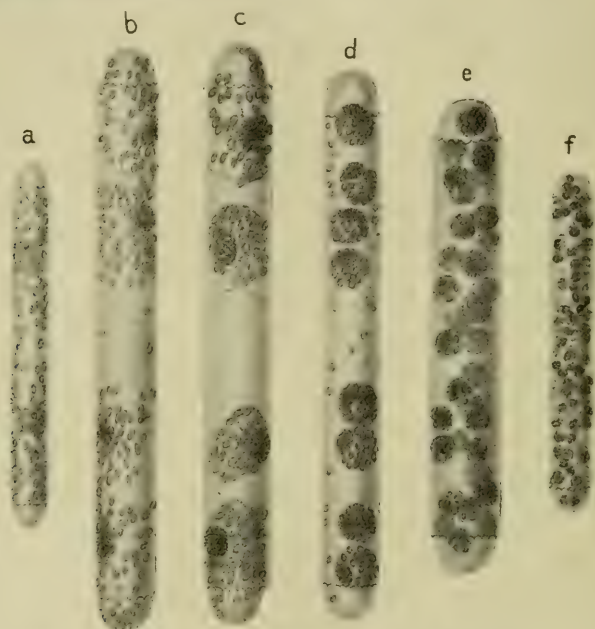


Fig. 7. *Corethron Valdiviae*. D'après Karsten.

Formation des microspores. (500:1) 332.

a Stade à deux noyaux. b Stade à 4 noyaux. c Concentration du protoplasme et des chromatophores autour de ces 4 noyaux. d Stade à 8 noyaux. e Stade à 32 noyaux. f Stade à 128 noyaux.

Gran (1902) avait émis, au sujet de l'évolution des microspores, deux hypothèses:

a) ou bien ces petites cellules nues sont de vraies spores, qui, après s'être échappées de la cellule-mère, redonnent chacune un *Rhizosolenia*.

b) ou bien ce sont des cellules sexuelles ♂, qui copulent avec d'autres *Rhizosolenia* et „dadurch die Auxosporenbildung veranlassen“.

Karsten ne croit pas que ces microspores soient exclusivement et en totalité des gamètes mâles, servant à la formation des auxospores; celles-ci, d'après lui, sont dans *Corethron Valdiviae* toujours formées asexuellement, par écartement des valves et sortie du plasma d'une cellule. Pour lui, les microspores issues de cellules diffé-

rentes copulent deux par deux. Donc ces microspores seraient des gamètes, les uns ♂ et les autres ♀, et, contrairement à ce que Bergon a observé chez *Biddulphia mobilensis*, ils seraient immobiles. Karsten représente (fig. 5b et 5c de la planche XIV) (voir notre figure 8) deux zygotes ainsi formés.

D'autre part, Karsten figure (fig. 5d—g) (voir notre figure 8) une série de très jeunes *Corethron*, et la question se pose de savoir si ces jeunes *Corethron* sont issus directement et par simple germination des zygotes 5b—c.

„Meiner Meinung nach nicht“, répond Karsten (p. 111). En effet, dans une autre prise planktonique (plankton superficiel de 0 à 10 mètres de fond), Karsten observe des corpuscules agglomérés par une sorte de gélatine en petits amas (Fig. 9). A vrai dire, ces corpuscules ne font peut-être pas partie du cycle du *Corethron Valdiviae* lui-même. L'absence de frustule ne permet pas de détermination exacte, Mais en tout cas ils appartiennent à une espèce toute voisine. Or ces corps, dont les dimensions sont de 26×14 à $42 \times 22 \mu$ (les zygotes

de *Corethron Valdiviae* mesurent de 22×14 à $38 \times 16 \mu$), sont toujours réunis par paires, et de telle sorte que, dans chaque paire, les extrémités les plus larges des deux cellules aient la même orientation. De plus, chacune de ces cellules contient deux noyaux. Ceux-ci sont, dans les stades les plus jeunes, de même taille. Puis ils deviennent inégaux; le noyau supérieur croît, l'inférieur disparaît peu à peu. Les figures 7a—e de la pl. XIV (voir notre figure 10) représentent cette évolution, et d'après Karsten les stades représentés par les figures 5e—g (voir notre figure 8) suivraient directement; mais il n'a pas pu, sur le matériel fixé, faire directement cette constatation.



Fig. 8. *Corethron Valdiviae*? D'après Karsten. Stades représentant vraisemblablement la copulation des gamètes et la germination des zygotes. (1000:1) 800.

a Microspore adulte. b et c Deux zygotes. d—g Série de très jeune *Corethron*. h—i Stades plus avancés. Pour Karsten les stades f—i de cette figure suivraient directement le stade e de la figure.

Si donc cette hypothèse est vraie, le zygote donne 4 noyaux et deux cellules, et, de ces 4 noyaux, deux deviennent des noyaux-nains et dégèrent. Lorsque la coquille du jeune individu commence à se former, le noyau-nain a en général totalement disparu. Sur la valve supérieure de la coquille se différencie une couronne de crochets; les jeunes s'échappent et poursuivent leur croissance.

Karsten, de plus, suppose que les détails de l'évolution des microspores peuvent varier avec les espèces. Dans certaines formes (*Rhizosolenia*), ce seraient deux gamètes nés dans la même cellule-mère qui copuleraient. D'autres fois il pourrait y avoir apogamie.

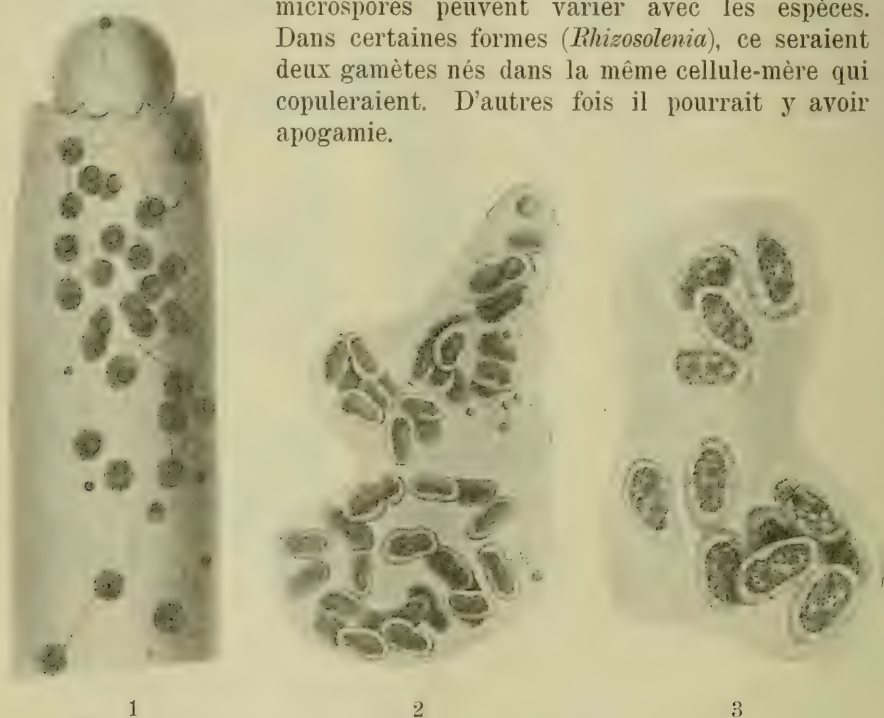


Fig. 9. *Corethron Valdiviae*? D'après Karsten.

Formation des microspores et développement.

1 Stade à 128 cellules. On voit nettement que celles-ci demeurent réunies par de fins filaments plasmiques. 2 Partie d'un groupe de 58 jeunes cellules de *Corethron* réunies en une seule masse par une sécrétion gélatineuse. Ces cellules contiennent de nombreux chromatophores. 3 Stade plus avancé.

Et, cela étant, il se pourrait très bien que les paquets de jeunes Diatomées qui avaient frappé l'attention de Murray et de Bergon soient, comme le suggère Karsten, des zygotes, et les jeunes auxquels ces zygotes donnent naissance.

En 1906 I, Karsten trouve les microspores chez *Rhizosolenia tenuispina* Hensen et *Rh. rhombus* Karsten, et, en 1906 II, chez *Coscinodiscus rex* Wallich (Fig. 11). Dans cette dernière espèce, un exemplaire unique sporulait, et Karsten y a observé les chromato-

phores répartis par petits groupes. Au centre de chacun de ces petits groupes existait un corps médian sphérique, un noyau sans doute. Mais au centre de la cellule-mère persistait un noyau principal beaucoup plus volumineux. „Si donc c'est là un cas de formation des microspores, leur mode de production est totalement différent de celui

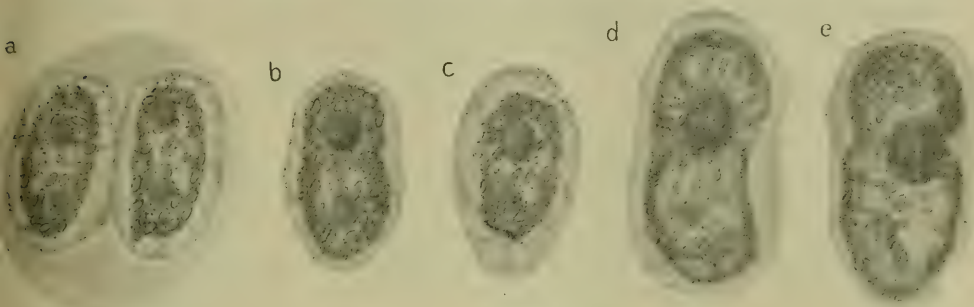


Fig. 10. *Corethron Valdiviae*? D'après Karsten.

Evolution des quatre noyaux issus de la division du syncaryon. (1000:1) 800.

a Jeunes *Corethron* réunis, par deux dans une même masse de gélatine. Chacun renferme deux noyaux de même taille. b-e L'un des 2 noyaux grossit et devient un noyau-géant, l'autre se rapetisse et devient un noyau-nain.

précédemment observé chez *Corethron*; car, en dehors des noyaux partiels, il persiste, pour la cellule même, un noyau principal“ (p. 17).

Dans le reste du matériel du Valdivia, Karsten (1907) n'a pas trouvé grand'chose de nouveau: à peine quelques *Coscinodiscus*, à espèces non déterminables, qui contenaient des microspores (Fig. 12).

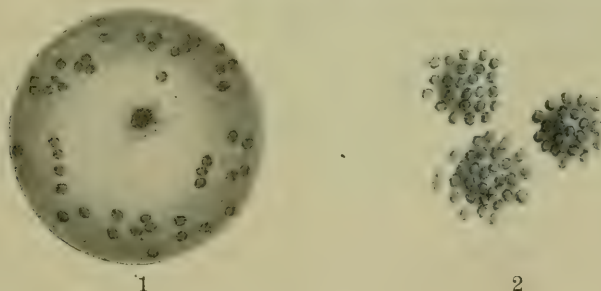


Fig. 11. *Coscinodiscus rex*. D'après Karsten.

1 Différenciation des microspores. (125:1) 63. 2 Groupe de microspores. (1000:1) 800.

Dans un très intéressant travail, Schiller (1909) a étudié la microsporulation chez *Chaetoceras Lorenzianum* Grunow, Diatomée planktonique de l'Adriatique, dans laquelle il n'a d'ailleurs observé ni spores durables ni auxospores.

En Octobre-Novembre 1906, les microspores se formèrent en abondance, et plus sporadiquement au printemps. Elles se rencontrent

donc surtout à la fin de la période de grande fréquence de la Diatomée.

Le noyau de la Diatomée quitte sa position pariétale et gagne le centre de la cellule; les chromatophores se rassemblent autour de lui et l'entourent étroitement. Le corps plus ou moins ovale qui prend ainsi naissance est la „spore-mère“ (Mutterspore) de Schiller. Les cellules qu'elle engendre par des divisions successives deviennent finalement les microspores. Au cours de ces divisions, noyau et chromatophores subissent des bipartitions, et l'étroit accollement des chromatophores tout autour du noyau a empêché Schiller de suivre le détail des divisions nucléaires. Par suite on en est sur celles-ci toujours réduit à cette indication de Karsten que le passage du stade 16 au stade 32 se fait

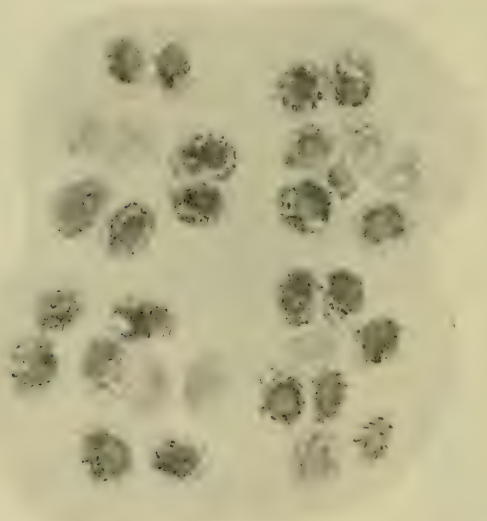


Fig. 12. *Coscinodiscus spec.* D'après Karsten (1907).
Microspores. (500:1) 333.



Fig. 13. *Corethron Valdiviae.* D'après Karsten.
Développement des microspores. Passage, par karyokinese, du stade 16 au
Stade 32. (500:2) 400.
Les chromatophores sont répartis en nombre à peu près égal aux deux pôles des asters, sans doute autour des centrosomes non apparents.

mitotiquement (Fig. 13). La spore-mère de *Chaetoceras Lorenzianum* donne ainsi 2 cellules-filles, puis 4, 8, 16; jamais l'auteur n'a observé de stade 32.

Mais la donnée la plus intéressante de Schiller a trait à la morphologie des microspores adultes. Celles-ci sont de deux types:

1° les unes sont sphériques, avec un noyau central. Jamais elles ne possèdent, ni fouets, ni mouvements actifs. Leur diamètre varie de 2,8 μ à 3,3 μ .

2^o les autres sont ovales, également sans fouets et sans activité locomotrice, et leurs dimensions sont $5 \times 2,7 \mu$. Leurs noyaux sont aussi de taille plus grande que les noyaux des microspores sphériques.

De ce dimorphisme dans les dimensions des microspores et de leurs noyaux, Schiller conclue à l'hétérogamie. Il accepte en effet les idées de Karsten sur la signification des microspores, et compare les microspores dimorphes de *Chaetoceras Lorenzianum* aux hétérogamètes des Chlorophycées et des Phéophycées. Schiller va même plus loin, et, de l'examen des figures de Karsten, il croit pouvoir conclure que, même chez *Corethron Valdiviae*, il existe des microgamètes et des macrogamètes, caractérisés en particulier par des différences dans la taille des noyaux.

Là d'ailleurs s'arrêtent les observations de Schiller. Malgré un très abondant matériel, il n'a pu voir de quelle manière les microspores sortent des cellules où elles se sont formées, ni fixer leur évolution ultérieure.

De l'exposé précédent, il ressort nettement combien nos connaissances sur les microspores des Diatomées planktoniques sont encore lacunaires et controversées. Non seulement les auteurs ne sont point d'accord sur la valeur et l'évolution des microspores, mais ils ne sont pas encore parvenus à l'entente sur la question de savoir si ces corpuscules sont ou non mobiles: Bergon répond oui, Karsten penche vers la négative, et Schiller nie résolument. Il est tout à fait essentiel pour la compréhension des Diatomées, — et non pas seulement des Diatomées planktoniques, mais aussi des autres, comme nous le verrons plus loin —, d'élucider ces questions. Et si les détails cytologiques de la différenciation des microspores ne sont sûrement que d'une minime importance, il n'en est pas de même de leur destinée et du mode de germination des zygotes qu'elles engendrent, si tant est qu'elles soient des gamètes. Mais ce n'est qu'après l'étude de l'alternance de x et de $2x$ dans les Diatomées benthiques, où les phénomènes sont beaucoup mieux élucidés, que je discuterai plus avant ces questions; alors seulement, en effet, ressortiront avec vigueur et leur importance et les antinomies qu'elles paraissent recouvrir.

B. Le syncaryon subit plus de deux séries de mitoses.

Dans ce cas, la germination du zygote donne naissance à un nombre de zoospores supérieur à 4. Ce fait a été à maintes reprises observé chez les *Chlamydomonadinées*: ainsi, chez *Chlamydomonas Steinii* Gorosch., *Chl. multifilis* Fresenius, *Chl. Ehrenbergii* Gorosch., d'après Goroschankin (1890), — chez *Chl. Dillii* Dangeard (Dangeard 1898), — il naît parfois 8 zoospores aux

dépens du zygote. D'après Krassiltschik (1882 I), le zygote de *Polytoma spicata* se divise toujours en 8 zoospores.

Chez *Chlorochytrium Lemnae*, d'après Klebs (1881), le zygote, passé au repos à l'intérieur des tissus de la lentille d'eau, se divise au printemps en un très grand nombre de zoospores.

Haase (1910) observe aussi chez *Euglena sanguinea* la naissance à partir du zygote de 8, ou parfois 4 individus qui acquièrent peu à peu la forme euglénoïde normale. Chez *Ulothrix zonata* (Dodel 1876), le zygote se divise très souvent en plus de 4 zoospores: 5, 7, 8, 9, 10, et jusqu'à 14. La majorité d'ailleurs dégénère avant de sortir du zygote.

Dans tous ces cas, on peut se demander si la première division du syncaryon est réductionnelle, auquel cas la génération $2x$ est réduite encore à une seule cellule, — ou si, au contraire, le zygote n'étant pas lui-même le gonotokonte, il n'est pas plusieurs cellules de caractère sporophytique. L'étude cytologique détaillée peut seule évidemment choisir entre les deux alternatives, et elle n'a guère été faite que sur *Euglena sanguinea*, où intervient cette complication que cette forme a un noyau de structure très spéciale, rappelant celui des Protistes, et où par suite les phénomènes réductionnels sont bien moins faciles à apprécier et à mettre en évidence.

Haase décrit de la manière suivante la gamétogénèse de cette forme. Le caryosome du noyau de la cellule-mère commence par se diviser en 8 masses. La partie extérieure du noyau dégénère ensuite, et les 8 petits noyaux sortent et s'entourent de plasma. Dans chaque gamète, le noyau subit une division hétéropolaire; le petit noyau qui prend ainsi naissance donne le chromatophore avec son pyrénoïde; ce chromatophore se divise aussitôt.

Or jamais Haase n'a vu dans une cellule-mère plus de deux gamètes parvenus à maturité. Et l'auteur ajoute: „Ob dieses auf Zufall beruht, weiß ich nicht. Doch konnte man sich immerhin denken, daß die restierenden sechs Kerne Reduktionskerne sind. Ich persönlich neige allerdings dazu, die Reduktion in der Zygote zu suchen“ (p. 55).

Cette conclusion me paraît d'autant plus raisonnable que, dans le seul cas où un zygote subissant plus de deux divisions consécutives a été étudié cytologiquement, on a constaté que sa première mitose est réductionnelle. Ce cas est le cas de *Coleochaete* (Fig. 14). *Coleochaete* a été longtemps regardé comme possédant un intérêt spécial, à cause de ce que ses oospores, en germant, donnent un groupe de cellules dont chacune forme une zoospore. Ce tissu intercalé entre deux plantes sexuées a été comparé aux types les plus simples des sporophytes des Plantes supérieures (*Riccia*), et *Coleochaete* était considéré comme fournissant des indications précieuses sur l'origine des générations diploïdes.

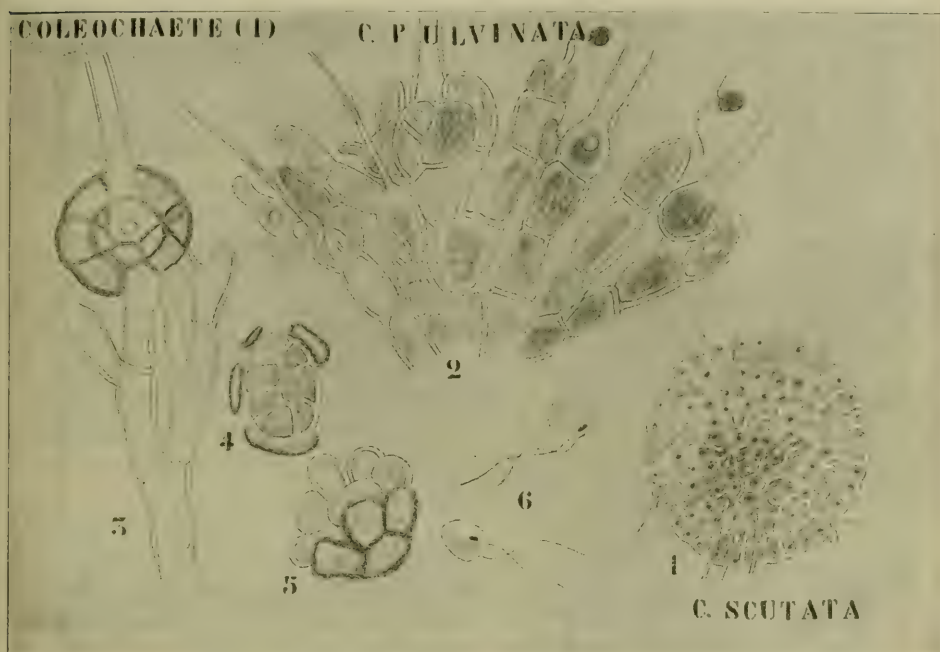


Fig. 14. *Coleochaete*. D'après Pringsheim (Lotsy).

1 Disque, stérile de *C. scutata*. 2 Rameaux de *C. pulvinata*, avec des oogones et des anthéridies. 3 Oogone mûr, avec son enveloppe corticale. 4, 5 Germination des zygotes. 6 Spores flagellées formées par les zygotes.

Oltmanns (1898), qui a fixé nos connaissances sur la morphologie des organes sexués et de la fécondation de *Coleochaete pulvinata*, décrit la division du zygote en deux cellules, dont chacune forme de 8 à 16 cellules disposées comme des quartiers d'orange à l'intérieur de la coque de l'œuf (Fig. 15). Chacune de ces cellules se transforme en une spore flagellée qui s'échappe par éclatement de la paroi du zygote: ce sont les Carpozoospores de Oltmanns. Ces résultats ont été la même année (1898) retrouvés, sur la même espèce, par Chodat, ce qui permet de les considérer comme définitivement acquis.

Allen (1905) a repris cette étude, au point de vue histologique, chez *Coleochaete scutata* De Brébant. De même que chez *Col. pulvinata*, le zygote engendre de 16 à 32 cellules dont chacune se différencie ensuite en une spore. Or Allen a vu que la première mitose de l'oospore est réductionnelle: par suite les divisions ultérieures ne sont pas de caractère sporophytique.

Lorsque le syncaryon entre en prophase, le matériel chromatique, auparavant sous la forme d'un réseau irrégulier, se concentre en un synapsis très net, et il y a évidence d'un couplement par paires des filaments chromatiques; l'auteur l'interprète comme un appariement

des chromosomes des deux pronuclei. Plus tard ce duplicisme disparaît: puis il reparait à nouveau, et à ce moment s'effectue un tronçonnement des filaments chromatiques en chromosomes. A cet état fait suite un „stade reticulum“ (Williams), où la chromatine est dispersée, sans régularité, en amas et en granulations qui représentent peut-être les chromosomes. De là émergent des chromosomes courts, formés de 2 filaments étroitement accolés, et Allen croit même avoir quelquefois réussi à déceler une division des chromosomes en quatre, quoique sans beaucoup de netteté. Il a compté de 32 à 36 chromosomes; Allen pense que le nombre réel est 32. Alors se différencie un fuseau intranucléaire, possédant à chacun de ses pôles un amas kinoplasmique extranucléaire. Les chromosomes se mettent au fuseau; ils sont épais et courts et rappellent de près les *geminii* des plantes supérieures.

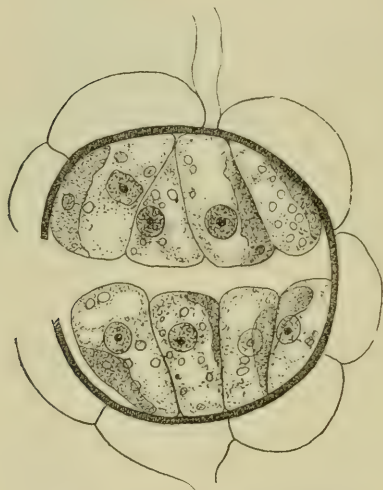


Fig. 15. *Coleochaete pulvinata*.
D'après Oltmanns.
Zygote en train de germer.

La deuxième division des deux noyaux issus de cette première mitose suit sans intercalation d'un stade quiescent. Les chromosomes cette fois sont longs et grêles. Ainsi donc la réduction s'effectue suivant l'hétérohoméotypie.

Dans *Coleochaete scutata*, la génération $2x$ est donc encore unicellulaire, et par suite on ne doit plus considérer cette Algue comme un type nécessaire, dans les considérations sur l'origine du sporophyte. Cependant, malgré cette étude de Allen, Lotsy (1907)

répugne à rejeter l'opinion ancienne, et il se demande si dans toutes les espèces de *Coleochaete* les phénomènes sont comparables, et si partout le zygote est lui-même le gonotokonte. *Coleochaete pulvinata* est pour lui plus évoluée que *C. scutata*:

a) les spermatozoïdes, colorés chez *scutata*, sont incolores, et par tant plus différenciés, dans *pulvinata*;

b) le zygote de *pulvinata* subit, comme l'a montré Oltmanns (Fig. 15), une division en deux cellules dont chacune se redivise à plusieurs reprises, mais de telle sorte que toutes les cellules-filles ainsi engendrées ne cessent jamais de former deux groupes bien individualisés, et cette première division du zygote apparaît donc comme d'un caractère un peu spécial. Or cela n'a pas lieu chez *C. scutata*.

Et ce fait amène Lotsy à penser „daß hier wenigstens die erste Teilung eine homöotypische sein wird, und daß also *C. pulvinata* eine wenigstens zweizellige 2 x-Generation ausbildet“ (p. 193). Ces arguments me paraissent très peu solides; mais cependant, vu l'importance de la question et la si grande signification qui a été attribuée à *Coleochaete* au point de vue de l'origine des plantes supérieures, il serait utile de trancher le différend par l'étude cytologique de la germination de *Coleochaete pulvinata*.

A ce sujet, je rappelle ici que Davis (1903) et Schenck (1908) voient dans la nature unicellulaire des organes sexuels de *Coleochaete* de grandes difficultés pour les relations supposées de cette Algue et des Archégoniées, ce qui a amené Davis (1909) à rattacher les plantes supérieures à des groupes hypothétiques d'Algues vertes à gamétanges pluriloculaires.

C. Le syncaryon subit une seule mitose.

Il ne sort alors du zygote que 2 zoospores.

Ce cas est assez fréquent chez les *Chlamydomonas*: *Chl. Steinii* Gorosch., *Chl. Ehrenbergii* Gorosch., *Chl. Braunii* Gorosch. (Goroschankin 1890), — *Chl. Reinhardi* Dangeard, *Chl. Perty* Gorosch. (Goroschankin 1891). Heinricher (1883) chez *Sphaeroplea*, Pringsheim (1860) chez *Hydrodictyon*, Borzi (1895) chez *Chlorothecium Pirottae* Borzi, Cohn (1857) chez *Stephanosphaera pluvialis* observent aussi occasionnellement la naissance de deux zoospores seulement dans un zygote.

Ce cas où le syncaryon ne subit qu'une seule division avant l'individualisation des zoospores paraît à première vue difficilement conciliable avec cette règle très générale que les phénomènes réductionnels sont liés à deux mitoses consécutives.

Les *Chlamydomonas* sont susceptibles de fournir quelques éclaircissements sur ce point. On a vu que les phénomènes qui, chez ces Algues, se produisent lors de la germination du zygote, sont très élastiques. Si, dans la règle, il se différencie alors 4 zoospores, dans nombre de cas il s'en forme un nombre plus considérable, et dans d'autres deux seulement. Et parfois c'est chez la même espèce que les trois alternatives sont indifféremment réalisables. Or, de même que, quand il se forme plus de 4 zoospores, il est infiniment probable que la première mitose du syncaryon ne cesse pas d'être réductionnelle, de même elle doit l'être lorsqu'il ne s'en différencie que deux; chez ces organismes très inférieurs, la mitose homéotypique, — qui somme toute n'est pas nécessaire au processus réductionnel —, ne se réaliserait pas, et la méiose se terminerait avec la première cinèse, hétérotypique.

Si on repousse cette explication, il faut admettre, ou bien qu'il ne s'effectue pas de réduction chromatique au moment de la germination, par une sorte de phénomène d'apogamie, — et dans ce cas comment expliquer le cycle évolutif de l'Algue? — ou bien qu'il se fait à l'intérieur des deux zoospores une nouvelle division, — homéotypique —, qui n'aurait pas encore été mise en évidence, et dont un des noyaux résultants dégénérerait peu à peu et finirait par disparaître, un peu comme chez les Desmidiées. Ceci me paraît peu vraisemblable, et je penche plutôt à penser que, dans ces organismes, une seule division peut suffire à réaliser la réduction du nombre des chromosomes.

La réduction chromatique s'effectue encore sûrement au moment de la germination du zygote dans un certain nombre d'Algues, chez lesquelles il ne s'effectue pas de divisions nucléaires dans les organes sexuels, et chez lesquelles par conséquent il ne peut pas se faire de réduction au cours de la gamétogenèse. A moins d'admettre en effet que, chez ces Algues, il peut s'effectuer un processus réductionnel par expulsion à l'état quiescent d'une partie du noyau, grâce à un processus analogue à ce que l'on connaît chez divers Protozoaires, ce qui n'est d'ailleurs sûrement pas réalisable pour celles dont le noyau a une structure comparable au noyau des Plantes supérieures, il découle de la première partie de cet exposé que c'est au moment des divisions de l'œuf que s'effectuera la réduction. Chez *Mougeotia*, *Zygnema*, *Spirogyra*, *Debarya*, etc., il naît justement un seul gamète dans chaque cellule du thalle, et on a vu que, pour certaines au moins de ces Conjuguées, on possède des preuves irréfutables que la réduction est bien concomitante de la germination de l'œuf. Il doit en être de même chez les Aphanochaetacées (Huber 1894), chez *Protosiphon*, etc., où il ne se produit pas de divisions nucléaires dans la gamétogenèse, au moins de l'une des espèces de gamètes.

II. Le zygote n'est pas le gonotokonte.

En ce cas la génération $2x$ est pluricellulaire. Avec Lotsy (1905), je distingue ici deux modalités:

- A. La génération $2x$ ne sort pas de la coque du zygote. Elle est alors réduite à quelques cellules.
- B. La génération $2x$ s'échappe hors de la coque du zygote.

A. La génération $2x$ demeure enfermée sous la coque du zygote.

Lotsy (1905) range provisoirement sous cette rubrique les cas suivants:

Sphaeroplea: $2x = 1$ ou 2 cellules, dont chacune donne 4 spores.

Coleochaete: $2x = 2$ ou 4 cellules, dont chacune donne 4 spores.

Bangia, *Porphyra*: $2x = 2$ cellules, dont chacune donne 4 spores.

Mais tous ces cas sont mal connus et sujets à discussion. Pour *Coleochaete scutata*, on a vu plus haut que la preuve est faite que la génération $2x$ est unicellulaire; et il en est bien probablement de même pour *Coleochaete pulvinata*, malgré l'hésitation de Lotsy (1907). *Sphaeroplea* se conduit certainement de la même manière. Quant aux Bangiacées, où le zygote germe en 8 cellules, la génération $2x$ serait représentée par le zygote lui-même et par les deux premières cellules qu'il engendre, qui, elles, deviendraient les gonotokontes (Lotsy 1907 p. 308). Mais parfois il ne naît que 4 zoospores aux dépens de la cellule-œuf. Ceci rend très vraisemblable qu'ici, comme chez *Coleochaete*, la première mitose est réductionnelle.

On ne connaît donc pas actuellement de cas où la génération sporophytique soit réduite à quelques cellules enfermées sous la membrane du zygote, et si je conserve cette rubrique, c'est parce que peut-être des recherches ultérieures montreront que, chez certaines Algues, ce comportement est effectif.

B. La génération $2x$ s'échappe hors de la coque du zygote.

N'envisageant que les Algues seules, je distingue 3 cas:

- I. $2x$ est, au moins dans la jeunesse, parasite sur x : *Floridées*.
- II. $2x$ et x sont indépendantes l'une de l'autre et également développées: *Cutlériacées*.
- III. x est très réduite et parasite sur $2x$: *Fucacées* et *Diatomées benthiques*.

I. $2x$ est, au moins dans sa jeunesse, parasite de x .

Ici se place le vaste groupe des *Floridées*.

Chez ces Algues rouges, le zygote demeure inclus dans les organes ♀ et germe sans cesser d'avoir des relations avec la plante-mère. Par sa germination, il engendre des filaments, dits filaments sporogènes ou gonimoblastes, qui deviennent, suivant les formes, plus ou moins longs et forment eux-mêmes des spores, les carpospores, qui se détachent et germent sur le fond. Ces filaments sporogènes appartiennent à la génération $2x$, et il nous faudra étudier leur morphologie et les relations qu'ils présentent avec la génération x .

Mais, de plus, on a la preuve que, chez nombre de Floridées, les carpospores, en germant, ne reproduisent point une plante pareille à



Fig. 16. *Nemalion multifidum*.
D'après Oltmanns.



Fig. 17. *Nemalion multifidum*.
D'après Oltmanns.
csp Carpospores.

la plante sexuée qui a formé le zygote d'où ces carpospores tirent en dernière analyse leur origine, mais une forme différente, qui porte des spores asexuées, des tétraspores, ainsi nommées parce qu'elles se forment par quatre aux dépens d'une même cellule-mère, et ces pieds tétrasporiques appartiennent aussi à la génération 2x.

Nous avons par suite à étudier deux problèmes :

1^o la nature et l'étendue de la génération 2x.

2^o les relations qu'elle a avec la génération x.

1. Nature et étendue de la génération 2x.

Oltmanns (1898) a été le premier à supposer que les filaments dérivés de l'œuf sont de caractère sporophytique, mais il n'apporta pas de preuves cytologiques à cette supposition. C'est Wolfe (1904) qui a basé cette hypothèse sur des données de fait, fournies par son étude sur le *Nemalion multifidum* Ag. (Fig. 16).

Le noyau de fusion se place dans la partie basale du carpogone, et là se divise en deux; une cloison transversale isole alors deux cellules superposées. La cellule basale ne subit pas de divisions ultérieures; ce n'est que dans un seul cas que Wolfe l'a vue se diviser en long. Quant à la cellule supérieure, elle bourgeonne les gonimoblastes, par un procédé depuis longtemps élucidé par Bornet et Thuret (1867). Pour cela elle se divise en plusieurs cellules qui forment une masse irrégulièrement lobée (Fig. 17). „Enfin par des divisions successives cette masse celluleuse se transforme en un glomérule de filaments très courts, dichotomes, dont les articles supérieurs

renferment chacun une spore" (p. 142). Au cours des divisions qui s'effectuent dans ces filaments sporogènes, Wolfe a observé que le nombre des chromosomes est double de ce qu'il est dans les cellules du thalle de l'Algue. Les détails étaient d'ailleurs très difficiles à voir, les noyaux ne dépassant pas $3\ \mu$ de diamètre et les chromosomes étant de tout petits corps arrondis qui se colorent de manière intense. Cependant de très nombreuses évaluations ont montré à Wolfe que ce nombre varie de 12 à 16; et, dans les cellules végétatives, l'auteur n'en a compté jamais moins de 7 ni plus de 9. Aussi il croit que les nombres réels sont respectivement 8 et 16. Le cystocarpe doit donc être considéré comme sporophytique de caractère.

A une époque avancée de l'évolution des gonimoblastes, les mitoses montrent certaines particularités, „which present a marked contrast to those previously occurring in these divisions" (p. 625), et Wolfe les croit associées à des processus réductionnels. Mais il n'a observé ni synapsis ni diacynèses, et ce point est à élucider. Davis (1910) pense que, chez les Rhodophycées du type *Nemalion*, le processus de la réduction chromatique doit être attendu au moment de la germination des carpospores, et cette question a suffisamment d'importance pour que l'étude du *Nemalion* mérite d'être reprise à ce point de vue.

Ainsi donc se trouve élucidée une partie tout au moins du cycle du *Nemalion*, et, par extension, des autres Floridées sans tétraspores. Mais quel est le comportement des Floridées qui, en dehors de la reproduction sexuée, présentent une multiplication asexuée par tétraspores? Ces tétraspores étaient antérieurement considérées comme des particularités sans importance essentielle. Oltmanns (1898) y voit des corps reproducteurs asexués comparables aux „brood organs or gemmae", et n'ayant pas de place fixe dans le cycle. Strasburger partageait cette opinion, et Kjellman (1900) allait jusqu'à retirer à ces corps le nom de tétraspores, pour le remplacer par celui de tétragonidies, le mot spore rappelant de trop près le mot sporophyte. Lotsy a suggéré en 1904 que les tétraspores seraient des gonotokontes.

En 1905, Oltmanns admet la possibilité de phénomènes réductionnels au cours de la formation des tétraspores, et la même année Davis (1905 I) envisage la même hypothèse. Lotsy tout de même hésite encore en 1907 sur la signification à attribuer à ces spores: „ob die Tetrasporen als Gonotokonten zu betrachten sind, muß einstweilen dahingestellt bleiben. Dafür spricht die fast konstante Vierzahl und das vielfache Vorkommen derselben auf getrennten Individuen."

C'est à Yamanouchi (1906) que revient l'honneur d'avoir, chez *Polysiphonia violacea*, élucidé ces questions douteuses. Cet auteur a

établi que la carpospore de cette Algue contient le nombre diploïde de chromosomes (40) qui est également présent dans le tissu du cystocarpe, et que cette carpospore fournit une plantule qui possède dans ses noyaux ce même nombre de chromosomes. Ces plantules sont des pieds tétrasporiques, et dans la cellule-mère des tétraspores s'effectue la réduction chromatique. Le noyau de ce gonotokonte traverse un stade net de synapsis, à la suite duquel les 40 chromosomes sporophytiques apparaissent associés en 20 paires. La première mitose est hétérotypique. La tétraspore haploïde (20 chromosomes) donne en germant une plantule haploïde, qui forme des organes sexuels. Donc les plantes sexuées sont haploïdes, et les plantes tétrasporiques diploïdes, et on peut raisonnablement conclure que les pieds sexués alternent régulièrement avec les pieds tétrasporiques. Yamanouchi pense que „les plantes sexuées et les plantes tétrasporiques représentent deux phases distinctes d'une alternance antithétique des générations, le cystocarpe étant une partie de la plante sporophytique.“

Comme détail cytologique intéressant, je signalerai qu'au moment de la germination de la tétraspore le noyau de celle-ci présente 20 prochromosomes (différence avec *Nemalion* où, d'après Wolfe, les chromosomes sont issus du nucléole. Chez *Polysiphonia*, le nucléole n'éprouve pas de changements au travers de la période de différenciation des chromosomes). De même le noyau de la carpospore en voie de germination offre 40 prochromosomes.

L'étude détaillée de Lewis (1909) sur *Griffithsia Bornetiana* concorde, sur les faits essentiels de l'alternance des plantes sexuée et tétrasporique et sur le comportement des chromosomes au cours du cycle, avec les résultats de Yamanouchi. Les plantes sexuées, haploïdes, ont 7 chromosomes, et les noyaux du cystocarpe 14. Ce cystocarpe apparaît donc clairement comme une phase sporophytique, de même que chez *Polysiphonia*. Les carpospores ont 14 chromosomes, et les plantes tétrasporiques aussi. C'est donc là le nombre diploïde. La première mitose de la cellule-mère des tétraspores est réductionnelle et précédée d'un synapsis duquel émergent 7 chromosomes bivalents. Les tétraspores ont 7 chromosomes, nombre haploïde.

Des résultats absolument concordants sont fournis à Svedelius (1911) par *Delesseria sanguinea* (Fig. 18, 19). Les pieds tétrasporiques possèdent 40 chromosomes, les pieds sexués 20; la cellule-mère des spores ici encore est le gonotokonte, et la réduction s'effectue suivant la schéma hétérohoméotypique. Le première division est précédée d'un synapsis.

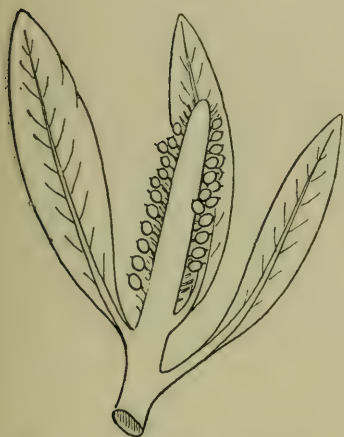
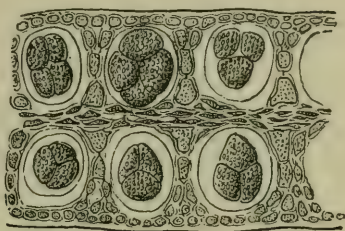


Fig. 18. *Delesseria sanguinea*.
D'après Phillips (Oltmanns).
Rameau portant des bourgeons
fertiles.



1



2

Fig. 19. *Delesseria sanguinea*. D'après Kützing
(Oltmanns).
1 Rameau fertile. 2 Coupe transversale dans une
fructification. Il y existe deux rangs superposés de
tétraspores.

Les résultats ainsi fournis par ces trois Algues, *Polysiphonia violacea*, *Griffithsia Bornetiana*, *Delesseria sanguinea*, peuvent être synthétisés dans le schéma suivant:

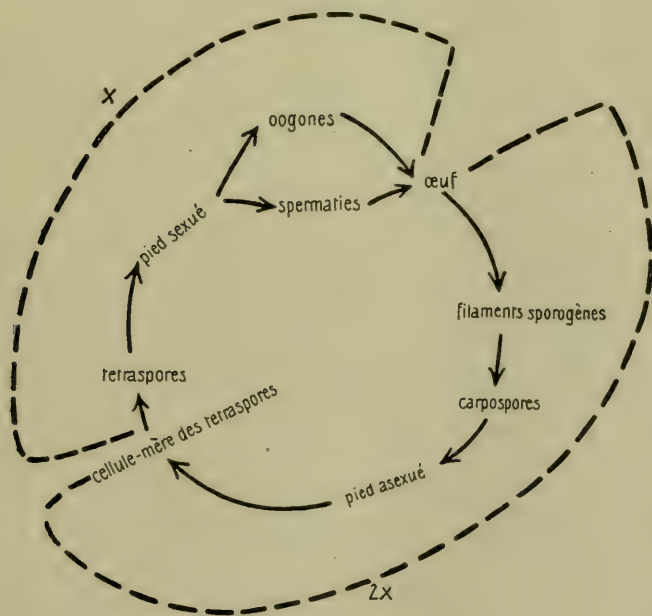


Fig. 20.

Cette alternance de deux générations ainsi mise en évidence chez les Floridées est rendue plus frappante encore par ce fait que les pieds tétrasporiques ne se trouvent pas dans la règle aux mêmes époques que les pieds sexués. Ainsi, d'après Kylin (1907), les pieds sexués de *Harveyella mirabilis* Schmitz et Rke., une Floridée parasite sur *Rhodomela subfusca* et *Rhodomela virgata*, se trouvent seuls à la fin de l'année, sur la côte Est de la Suède, et à cette époque on ne rencontre pas de pieds tétrasporiques; en Avril au contraire, seuls existent des pieds tétrasporiques. Or ceux-ci se trouvent sur de jeunes pousses de l'hôte, formées depuis quelques mois à peine. Il est donc bien des chances pour qu'ils soient issus de carpospores provenant des fructifications de Décembre. Une pareille alternance s'observe pour la même espèce, d'après Sturch (1899) sur la côte Sud de l'Angleterre (p. 99), et d'après Børgesen (1902) aux îles Faerøes (p. 357).

De même, d'après Børgesen (1902), *Polysiphonia elongata* Harv. forme ses tétraspores de Mars à Juillet, et ses cystocarpes en Décembre, toujours aux Faerøer, et *Callithamnion granulatum* Ag. ses tétraspores en Août et ses organes sexués en Novembre.

Et ainsi se trouve fournie une preuve déjà très convaincante de la réalité de l'alternance dans ces espèces.

Cependant cette sorte d'antagonisme éthologique entre les plantes sexuées et les plantes tétrasporiques n'est pas sans souffrir quelques exceptions, et par suite son inexistence ne saurait fournir de preuves, à défaut d'étude cytologique, contre l'alternance dans une espèce donnée. C'est ainsi que, d'après Kuckuck (1874), à Helgoland, et d'après Svedelius (1911), à Kristineberg (côte Est de la Suède), les tétraspores et les carpospores de *Delesseria sanguinea* mûrissent en même temps (en Décembre-Janvier).

Il est sans doute légitime d'étendre à toutes les Floridées pourvues de tétraspores les résultats fournis par les quelques-unes d'entre elles dont la cytologie a été étudiée. Particulièrement instructif à ce point de vue est le cas de *Martensia fragilis* Harvey, bien étudié par Svedelius (1908). Dans cette Delessériacée, l'ébauche du tétrasporange contient d'abord jusqu'à 40—50 noyaux. Puis peu à peu tous dégénèrent, sauf un, qui par deux divisions engendre les quatre tétraspores. Ce très remarquable phénomène force la pensée à envisager la réalisation à ce stade de la réduction chromatique. D'après certaines figures de Heydrich (1902), des processus analogues et susceptibles de la même interprétation paraissent s'effectuer dans les tétrasporanges de *Faucheia repens*, comme le fait remarquer Svedelius (1908 p. 55).

Plus compliquée encore et beaucoup moins bien connue est l'alternance chez les Batrachospermes. Les filaments sporogènes issus du zygote se segmentent par des cloisons transversales et forment des touffes filamenteuses (Fig. 21). Les cellules terminales de ces filaments se renflent et se gorgent de plasma et de réserves; elles deviennent les carpospores qui, par disjonction de la membrane cellulosique, s'échappent, et, sans stade de repos, germent aussitôt. Mais, au lieu de germer en un Batrachosperme, elles poussent en filament cellulaire, qui développe de petits rameaux latéraux; cette nouvelle Algue est une *Chantransia* (Fig. 22). Cette *Chantransia* forme au sommet de ses rameaux des monospores, asexuées, dont le mode de germination varie suivant les conditions de milieu. Sirodot (1884) a en effet montré que „si l'intensité de la lumière est faible, elles donnent une *Chantransia*, et, si elle est forte, un *Batrachospermum*“. On retombe ainsi dans la forme originelle. Ce développement peut être schématisé ainsi qu'il suit:

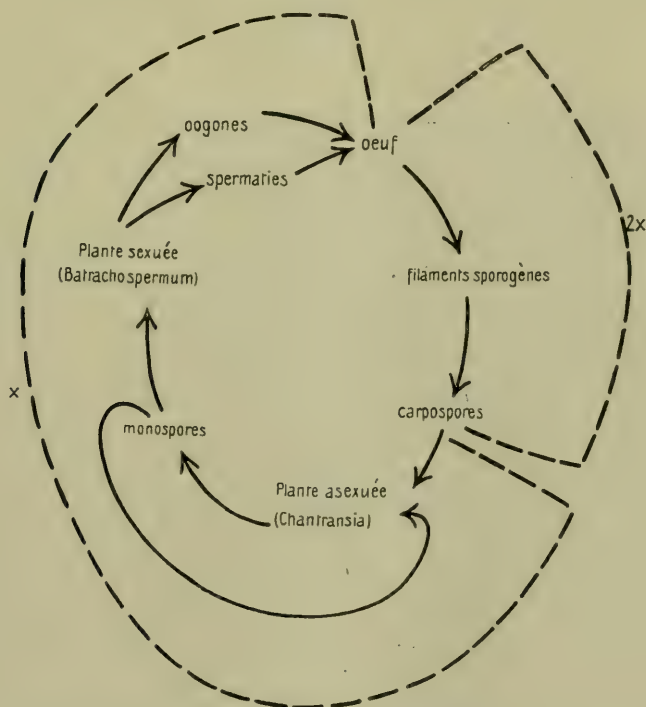


Fig. 23. (Pour les figures 21 et 22 voir page 56.)

Il devenait dès lors tout à fait intéressant de reviser les *Chantransia* d'eau douce, et de préciser, s'il y avait lieu, leurs relations

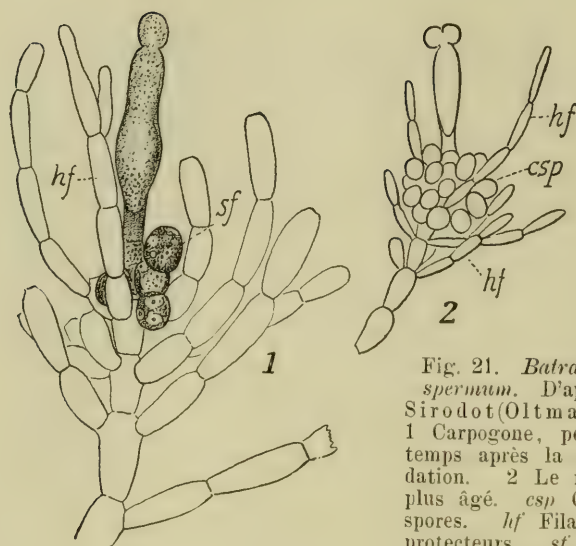


Fig. 21. *Batrachospermum*. D'après Sirodot (Oltmanns). 1 Carpogone, peu de temps après la fécondation. 2 Le même, plus âgé. *csp* Carpospores. *hf* Filaments protecteurs. *sf* Filaments sporogènes.

avec tel ou tel genre de Floridées. C'est ce qu'a fait Brand (1909), qui arrive aux conclusions suivantes:

Des *Chantransia* d'eau douce:

- 1° les unes font sûrement partie du cycle d'une autre Algue;
- 2° d'autres avec doute;
- 3° d'autres très - probablement non.

Brand (1897) appelle *Pseudo-*



Fig. 22. *Batrachospermum*. D'après Wettstein, Schmidle et Sirodot (Lotsy). 1 Rameau adulte. 2 Groupe d'anthéridies. 3 Oogone. 4-9 Fécondation et formation des Carpospores. 10 *Chantransia* jeune portant des monospores. 11 *Batrachospermum* ayant germé sur un *Chantransia*.

chantransia (p. 318) les formes non autonomes. Elles se rattachent aux genres *Lemanea*, *Batrachospermum*, *Thorea*, *Tuomeya*. C'est seulement avec *Lemanea* et *Batrachospermum* que les relations sont bien connues. Ces deux genres peuvent former des organes sexués, et, dans les conditions défavorables, former des *Chantransia* asexuées. Celles-ci peuvent persister plusieurs années en se reproduisant par monospores, et remplacer ainsi pour ainsi dire indéfiniment la forme parfaite de l'Algue. La forme *Chantransia* tend donc à être une forme collatérale de remplacement, par suite de son procédé de reproduction autonome.

A *Batrachospermum* appartiennent les espèces:

Chantransia Chalybaea Lyngb.

„ *pygmaea* Kütz.

„ *macrospora* Wood.

Cette non-autonomie avait été reconnue par Sirodot (1884) pour les deux premières formes. Ces *Pseudochantransia batrachospermoides* ont rarement plus de 1 centimètre de hauteur, et leurs filaments ont de 8 à 15 μ d'épaisseur. Toutes peuvent former des monospores.

Les *Pseudochantransia* de *Lemanea* au contraire ne forment jamais de spores et possèdent des filaments très épais, atteignant chez les formes européennes 15—25 μ d'épaisseur, et, dans les formes américaines, jusqu'à 120 μ . A *Lemanea* appartiennent

Chantransia amethystea Kütz.

„ *Beardolei* Wolle (Brand).

Enfin, d'après Schmidle (1896), les carpospores de *Thorea ramosissima* Bory germeraient en un *Chantransia*, et de même celles de *Tuomeya fluviatilis* Harv., d'après Setchell (1890).

Quant aux *Chantransia* autonomes, Brand pense qu'elles ont au cours de l'évolution phylogénétique perdu leur forme sexuée.

Restent les *Chantransia* marines, dont certains pieds portent des tétraspores, et d'autres des organes sexués (Fig. 24). Celles-ci paraissent bien réellement autonomes, et pour certaines d'entre elles il existe une alternance saisonnière remarquable, qui tend à faire croire que l'alternance des générations est ici la même que chez *Polysiphonia*. Ainsi Rosenvinge (1909) a montré que *Chantransia efflorescens* (J. Ag.) Kjellm., sur les côtes danoises, montre au printemps seulement des pieds sexués, et en été seulement des plantes tétrasporiques.

Ces idées sur l'alternance des générations chez les Floridées n'ont pas été cependant sans soulever quelques objections. Tout d'abord, dans nombre d'espèces d'Algues rouges, des corps rappelant des tétrasporanges ont été occasionnellement trouvés sur des pieds sexués, et les procarpes sont aussi quelquefois présents sur des pieds tétra-



Fig. 24. *Chantrelia corymbifera*. D'après Bornet et Thuret (Oltmanns).
 1 Rameau portant des groupes d'antheridies *ast*. 2 Le même, grossi. 3 Rameau portant des monospores *m*. 4 Rameau portant des carpogones *cpg*.

sporiques. Bornet (1876) signale que, dans l'examen d'un très-grand nombre de Floridées, on en trouve souvent quelques-unes qui, à côté des organes sexués, montrent des tétraspores: „M. Pringsheim (Beiträge zur Morphologie der Meeres-Algen, p. 24, pl. IV) a constaté que la réunion des tétraspores, des cystocarpes et des anthéridies sur les mêmes individus est l'état normal et ordinaire du *Spermothamnion roseolum* Pringsh. Dans le *Sperm. Turneri*, où la séparation de ces organes est habituelle, on les trouve aussi quelquefois sur les même plantes. . . . Je ferai remarquer à cette occasion que, si la séparation des divers organes reproducteurs sur des individus distincts est la règle générale, cette règle souffre pourtant d'assez nombreuses exceptions. . . . La réunion des tétraspores et des cystocarpes, des anthéridies et des tétraspores est moins commune, sans être cependant très rare. Il suffit d'examiner un grand nombre d'individus vivants pour rencontrer, dans les plantes les plus diverses, quelques-unes de ces réunions exceptionnelles. Je puis citer en particulier le *Callithamnion corymbosum* Lyngb., var. *heterocarpum* Phm., le *Polysiphonia fibrillosa* Harv., le *Chylocladia kaliformis* Hook., le *Solieria chordalis* J. Ag., parmi les plantes où j'ai observé de semblables associations“ (p. 31). En 1880, Bornet signale à nouveau cette anomalie chez *Solieria chordalis*.

Plus récemment, de pareilles anomalies ont été signalées par Lotsy (1904) chez *Chylocladia kaliformis*, par Davis (1905 III, p. 469) chez *Spermothamnion Turneri* et *Ceramium rubrum*, par Davis (in Yamanouchi 1906 p. 425) chez *Callithamnion Baileyi*, par Yamanouchi (1906) chez *Polysiphonia violacea*, par Lewis (1909) chez *Griffithsia Bornetiana*, par Davis (1910) chez *Ceramium pedicellatum*. Foslie (1905) dit aussi que, chez *Lithothamnion fruticosum* (Kütz.) Foslie, les trois sortes d'organes reproducteurs existent dans la règle sur des individus séparés: „ausnahmsweise können sich jedoch zwei von ihnen auf demselben Exemplare finden“ (p. 12). Cette phrase peu précise laisse admettre la possibilité de l'existence de tétraspores sur des pieds sexués.

Sirodot (1884) a aussi rapporté l'existence de monospores sur des Batrachospermes (*B. sporulans* et *B. vagum*), mais ces monospores n'étant pas liées à des phénomènes de réduction chromatique, contrairement aux tétraspores, ce fait n'a pas d'importance au point de vue qui nous occupe. Au contraire, l'existence de tétraspores sur des Floridées sexuées en a une très grande, et la raison en saute aux yeux de prime abord. Mais Davis (1910) pense que ce sont là des cas d'apogamie et d'aposporie, pareils à ceux que l'on connaît chez les plantes supérieures, et que, dans ces cas, il ne s'effectue pas de réduction au cours de la formation des tétraspores.

Deux observations peuvent être invoquées en faveur de cette opinion. Yamanouchi (1906), qui a vu se former sur des pieds sexués de *Polysiphonia violacea* „cells whose lineage is identical with that of the tetraspore mother cells“ (p. 425), a vu que le noyau demeurait en général indivis, et, dans les rares cas où il se divisait, la mitose présentait 20 chromosomes, et jamais cette division nucléaire n'était suivie d'un cloisonnement cellulaire. D'ailleurs Yamanouchi n'a jamais vu ces corps se détacher ni germer. Cet auteur pense qu'il pourrait bien en être ainsi dans les prétendus cas de formation de tétraspores sur des pieds sexués et gamétophytiques de Floridées. „Such cases should be carefully investigated to determine whether true tétraspores are present or whether the structures are not really of the nature of monospores, as in *Polysiphonia*, and developed with a suppression of reduction phenomena.“ De même Osterhout (1896) étudiant la germination des tétraspores de *Agardhiella tenera*, qui germent enfermées dans les tissus de la plante-mère, observe une très-remarquable particularité. Chaque groupe de quatre tétraspores se comporte comme une unité, de sorte que 4 spores prennent part à la formation d'une seule plantule. Davis (1910) pense que cette anomalie s'explique en réalité par la germination d'une cellule-mère de tétraspores n'ayant pas subi les deux divisions allotypiques, et qui par suite donne naissance, comme il est naturel, à une plante tétrasporique.

C'est là un problème à étudier; car, si cette idée de Davis est juste, elle jetterait une vive lumière sur certaines particularités de la biologie de quelques Floridées, qui paraissent en contradiction avec la théorie de Yamanouchi. Par exemple, d'après Davis (1910), *Rhodymenia palmata*, sur la côte de Nouvelle-Angleterre, présente des pieds tétrasporiques en très grande abondance, tandis que les individus cystocarpiques sont rares ou absents. Mais cette particularité peut être rapportée, comme le remarque Davis lui-même, à la suppression des phénomènes réductionnels dans le tétrasporange, suppression qui écarte du cycle évolutif la plante sexuée, et permet une succession indéfinie d'individus tétrasporiques.

Relations de la génération x et de la génération 2x.

Après avoir ainsi montré quel est l'ensemble du cycle des Floridées, il nous faut étudier de plus près cette portion de la génération 2x qui est fixée sur la génération x, c'est-à-dire le tronçon sporophytique qui s'étend de l'œuf aux carpospores, non seulement parce que la morphologie de ce segment est des plus remarquables, mais surtout à cause des relations tout à fait exceptionnelles qu'il offre avec la génération x.

Dans les Némalionales, les filaments sporogènes ne sont au contact de la plante sexuée que par leur base; la génération x et la

génération $2x$ ne sont réunies que par les plasmodesmes qui font communiquer la cellule hypogène du cystocarpe et les cellules x avec lesquelles elle se trouve en rapports de contiguïté.

Mais, dans tous les autres groupes de Floridées, il existe des cellules nutritives différenciées sur le gamétophyte, et dans lesquelles les gonimoblastes viennent puiser leur nourriture. Ces cellules, Schmitz (1883) les a nommées **cellules auxiliaires**, et le paradigme pour leur étude a été de tous temps une Cryptonémiale, *Dudresnaya* (recherches de Bornet, Thuret, Schmitz, Oltmanns).



Fig. 25. *Dudresnaya purpurifera*. D'après Berthold (Oltmanns).

Soit comme type *Dudresnaya purpurifera* (Fig. 25), bien connue depuis les célèbres recherches de Oltmanns (1898). Du zygote partent

deux, souvent même trois filaments sporogènes, qui rampent sur les rameaux de la branche carpogoniale et s'unissent aux cellules terminales des rameaux latéraux (Fig. 26). Ces cellules sont des cellules auxiliaires, et elles se distinguent facilement par leur taille et leur volume. Elles sont de plus toutes gonflées de matières albuminoïdes et amylacées. La fusion des filaments sporogènes et de ces cellules auxiliaires s'effectue par dissolution des parois cellulosesiques suivant la surface de contact: plusieurs cellules carpogoniales voisines peuvent s'unir à une même cellule auxiliaire. Les plasmas se mélangent, mais le noyau de la cellule auxiliaire ne se déplace pas, et le noyau de la cellule sporogène s'écarte de lui le plus possible, émigre contre la paroi de la cellule de fusion qui est opposée à la cellule auxiliaire et détermine là la différenciation d'une saillie convexe, dans laquelle passe un protoplasme épais, venu en partie de la cellule auxiliaire: cette saillie



Fig. 26. *Dudresnaya purpurifera*. D'après Bornet et Oltmanns (Oltmanns). Développement des filaments sporogènes de deuxième ordre et des carpospores. 1 et 5, d'après le vivant; 2 à 4, d'après des préparations colorées. ak Noyau auxiliaire az Cellule auxiliaire de deuxième catégorie. cpa Rameau du carpogone. ctrz Cellule centrale. fz Filaments sporogènes de deuxième ordre. stz Cellules stériles. sk Noyau sporogène. 1 Naissance, aux dépens des cellules de fusion, des filaments sporogènes de deuxième ordre, qui viennent au contact des cellules auxiliaires de deuxième catégorie az. 2 Détail des rapports du filament sporogène et de la cellule auxiliaire. Position des noyaux respectifs. 3 Passage du noyau sporogène dans la cellule auxiliaire. Ebauche de la cellule centrale. 4 Séparation de la cellule centrale ctrz et de la cellule de fusion (cellule-pédieuse) fz. 5 Formation des carpospores.

s'accroît et devient l'origine d'un nouveau filament sporogène, que l'on pourrait appeler filament sporogène secondaire. Celui-ci rampe entre les rameaux du thalle et peut se ramifier. Il atteint de nouvelles cellules auxiliaires, qui pourraient être dénommées cellules auxiliaires de deuxième catégorie, et qui ont un plasma granuleux, sans chromatophores, et très abondant. Il semble qu'il y ait attraction chimiotropique des filaments sporogènes de la part de ces cellules auxiliaires; et en effet Heydrich (1907) a constaté que, chez *Sphaeranthra lichenoides* Heydr., les filaments ooblastiques émis par le carpogone se dirigent directement dans la direction qui représente „die kürzeste Verbindung“ (p. 227) vers les cellules auxiliaires.

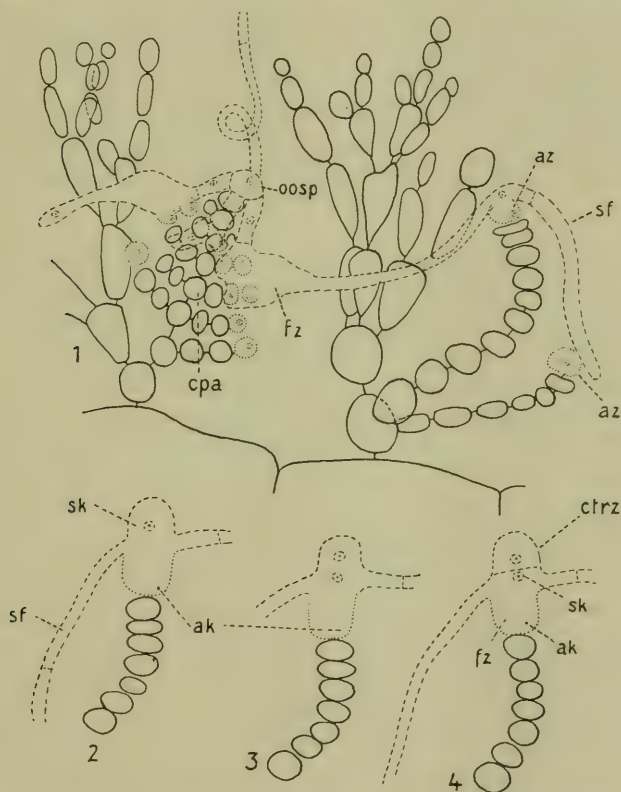


Fig. 27. *Dudresnaya purpurifera*. D'après Oltmanns.
Schemata pour la fusion des filaments (cellules) sporogènes avec les cellules auxiliaires.
cpa Branche de carpogone. oosp Oospore. fz Cellule de fusion. sf Filament sporogène. az Cellule auxiliaire. ctrz Cellule centrale. ak Noyau auxiliaire. sk Noyau sporogène.

Et, chez *Polyides rotundus*, d'après Thuret, les cellules auxiliaires émettent une petite papille au devant des filaments sporogoniaux.

Les filaments sporogènes, après être venus au contact d'une cellule auxiliaire de deuxième catégorie, continuent à s'allonger, de manière à en atteindre le plus possible. Des cloisons transversales découpent peu à peu les filaments sporogènes en articles uninucléés, et les noyaux de ces articles se placent en face du point de contact avec les cellules auxiliaires. Les parois de contact se détruisent, les plasmas s'unissent, mais pas les noyaux (Fig. 27). Du plasma épais s'accumule autour du noyau sporogène, et la membrane de la cellule sporogène s'élève en une saillie dans laquelle passe le noyau sporogène qui se divise alors. Les deux noyaux-fils, 2x, ainsi formés, sont séparés par une cloison transversale, et dès lors prennent naissance deux cellules :

- 1^o une cellule pédieuse, contenant deux noyaux, le noyau auxiliaire x et un noyau 2x;
- 2^o une cellule centrale (Oltmanns), ne contenant que des éléments 2x. Elle se divise un très grand nombre de fois, et ces produits de division donnent finalement les carpospores.

Chez *Dudresnaya coccinea*, les phénomènes sont un peu plus complexes (Oltmanns 1898). Ici aussi il existe deux catégories de cellules auxiliaires, et ici aussi il se fait des cellules de fusion normales. Mais ces cellules de fusion, au lieu de se diviser en une cellule centrale et une cellule pédieuse, développent un filament sporogène tertiaire dans lequel passe un des deux noyaux 2x issus de la division du noyau sporogène. L'autre noyau 2x demeure inclus dans la cellule de fusion, et il se divise deux fois. Après la première division, il apparaît sur un des flancs de la cellule de fusion une cellule centrale, et après la 2^e division, il se forme sur la face opposée une deuxième cellule centrale. Mais toujours un noyau sporogène demeure dans la cellule de fusion, en sorte que rien n'exclut la possibilité de la formation de nouvelles cellules centrales. Durant ce temps, le noyau auxiliaire s'est divisé en deux noyaux qui demeurent accolés l'un à l'autre dans cette extrémité de la cellule de fusion qui était autrefois la cellule auxiliaire, et de son côté le filament sporogène tertiaire s'allonge à la recherche de nouvelles cellules auxiliaires.

Dans *Polyides rotundus* (Thuret), il se détache de la cellule de fusion un prolongement assez long qui, par une cloison transversale, isole une cellule centrale et une cellule terminale. Celle-ci ne joue pas de rôle spécial. La cellule centrale se divise par des cloisons radiales et tangentielles en un grand nombre de petites cellules pyramidales enveloppant comme d'un manteau une grande cellule médiane. Les cellules périphériques rayonnantes s'allongent, se gorgent

de protoplasme et de matériaux de réserve, et chacune se divise par une paroi tangentielle en une grande cellule périphérique et une petite cellule pédonculaire. Les grandes cellules externes deviendront les carpospores.

Ce fait, si net chez *Polyides rotundus* (Fig. 30 et 31), que la cellule centrale ne se divise jamais tout entière en cellules carposporiales, mais laisse toujours un reliquat, est général. Il se retrouve chez les *Dudresnaya* par exemple, et ce reliquat est même parfois capable de bourgeonner des filaments qui eux-mêmes donneront des carpospores. Il en est ainsi par exemple chez *Nemastoma*. Dans ce cas Schmitz dit que le gonimoblaste se divise en plusieurs gonimolobes.

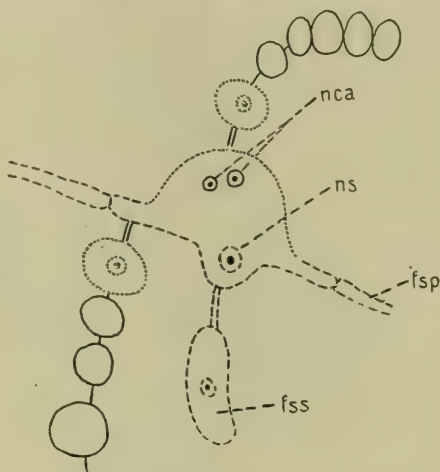


Fig. 28, 1

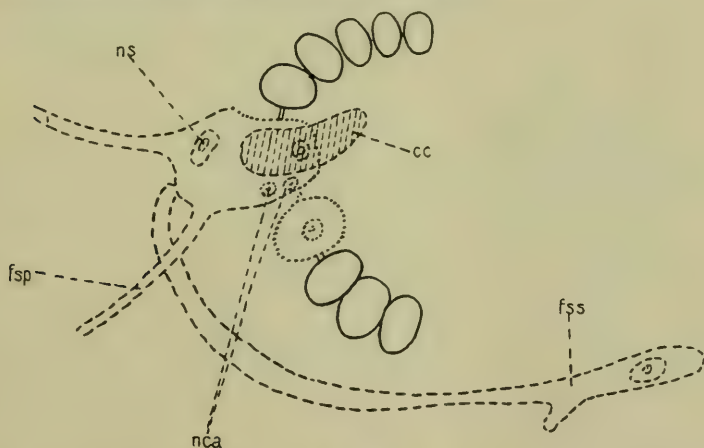


Fig. 28, 2

Fig. 28. *Dudresnaya coccinea*. Schématisée d'après Oltmans (à comparer avec les Fig. 29, 2 et 29, 3). 1 nca Noyaux de la cellule-auxiliaire. ns Noyau sporogène. fsp Filament sporogène primaire. fss Filament sporogène secondaire. 2 ns Noyau secondaire. cc Cellule centrale formatrice de spores. fsp Filament sporogène primaire. nca Noyaux de la cellule auxiliaire. fss Filament sporogène secondaire.

Dans les formes jusqu'ici envisagées, les filaments sporogènes poussent sans fil conducteur vers les cellules auxiliaires, et on ne peut pas prévoir a priori la fusion d'un gonimoblaste avec une cellule auxiliaire déterminée.

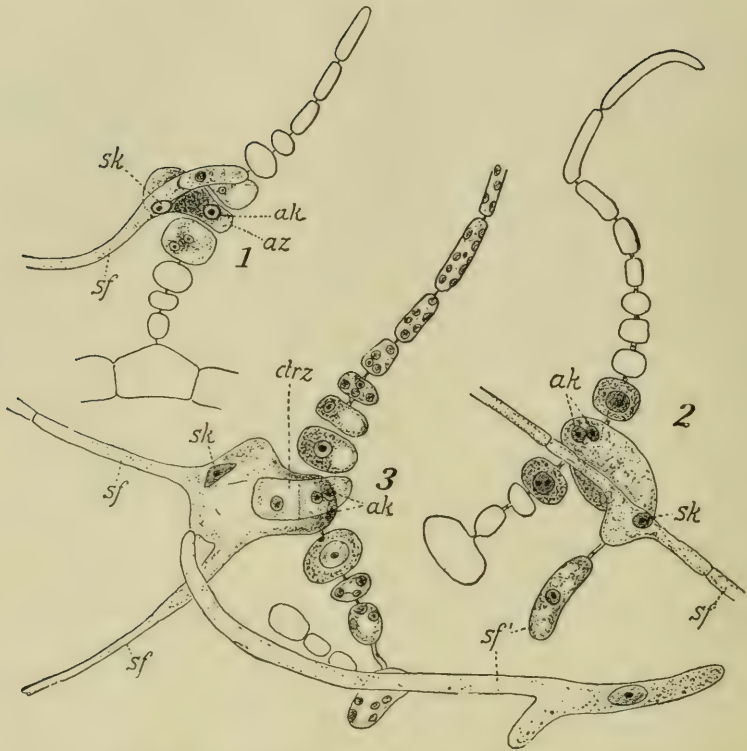


Fig. 29. *Dudresnaya coccinea*. D'après Oltmanns.

1 Début de l'union du filament sporogène *sf* et de la cellule auxiliaire *az*. 2 Naissance d'un filament sporogène secondaire *sf'*. 3 Formation de la cellule centrale formatrice des spores *ctrz*. *ak* Noyau auxiliaire. *sk* Noyau sporogène. *az* Cellule auxiliaire.

Mais, dans un très grand nombre de groupes de Floridiées, nous allons voir se réaliser cette prédestination, par le développement de **procarpes**. Schmitz a donné ce nom à des groupes de rameaux carpogoniaux et de cellules auxiliaires qui forment sur le thalle des ensembles autonomes. Ce groupement des organes reproducteurs et des cellules nourricières permet une économie d'énergie de la part de la plante, en raccourcissant le chemin qu'ont à parcourir les gonimoblastes avant d'atteindre des cellules auxiliaires, et par suite en réduisant la longueur de ceux-ci, et de plus en ne livrant pas au hasard la rencontre des filaments sporogènes et des cellules auxiliaires. Ces deux organes étant placés presque au contact, l'attraction chimio-tactique des cellules auxiliaires pourra s'exercer dès la naissance des gonimoblastes, et, pour toutes ces raisons, le temps qui s'écoulera entre la germination de l'œuf et la différenciation des carpospores sera réduit au minimum. Nous allons donc assister à la concentration progressive des procarpes; nous allons les voir être formés par un

nombre sans cesse plus réduit de cellules, jusqu'à ce que les organes sexuels et les cellules auxiliaires soient directement en contact.

Chez *Gloeosiphonia*, le procarpe est encore assez diffus. Les figures 32 à 34 dispensent de toute description. Ici l'œuf fécondé émet directement un rameau sporogène sur la cellule auxiliaire qui lui revient de droit, et en outre d'autres filaments, qui se rendent sur les

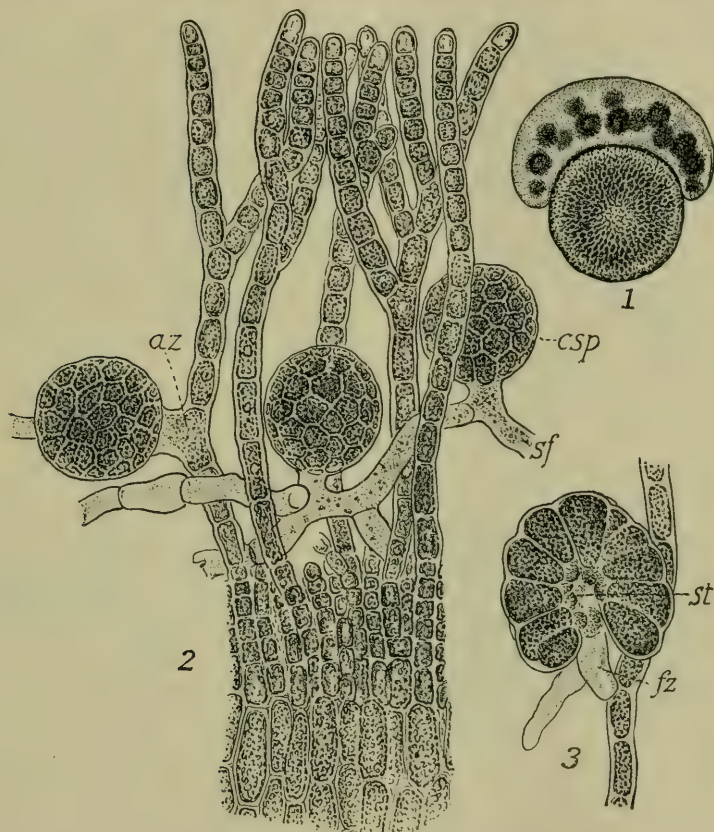


Fig. 30. *Polyides rotundus*. D'après Thuret (Oltmanns).

1 Coupe transversale d'un bourgeon porteur d'une némathécie ♀. 2 Quelques filaments de la némathécie, entremêlés de filaments sporogènes *sf*. *az* Cellules-auxiliaires. *csp* Carpospores. 3 Coupe longitudinale dans un groupe de carpospores. *fz* Cellule pédieuse. *st* Cellules pédonculaires.

procarpes voisins, à la recherche de cellules auxiliaires inoccupées. La différenciation est donc ici peu avancée.

Une particularité intéressante de cette Algue est que les cellules sporogènes ne communiquent jamais avec les cellules auxiliaires que par un très petit orifice. Or le noyau sporogène s'engage dans ce petit trou et passe dans la cellule auxiliaire. Puis cet orifice de

communication s'oblitére complètement; donc le noyau sporogène est complètement isolé à l'intérieur de la cellule auxiliaire. D'après Schmitz, il s'effectuerait ensuite une caryogamie du noyau sporogène et du noyau auxiliaire; mais Oltmanns a montré que cela n'a jamais lieu. Les deux noyaux, que leur affinité différente pour les colorants distingue nettement, se tiennent à distance respectueuse l'un de

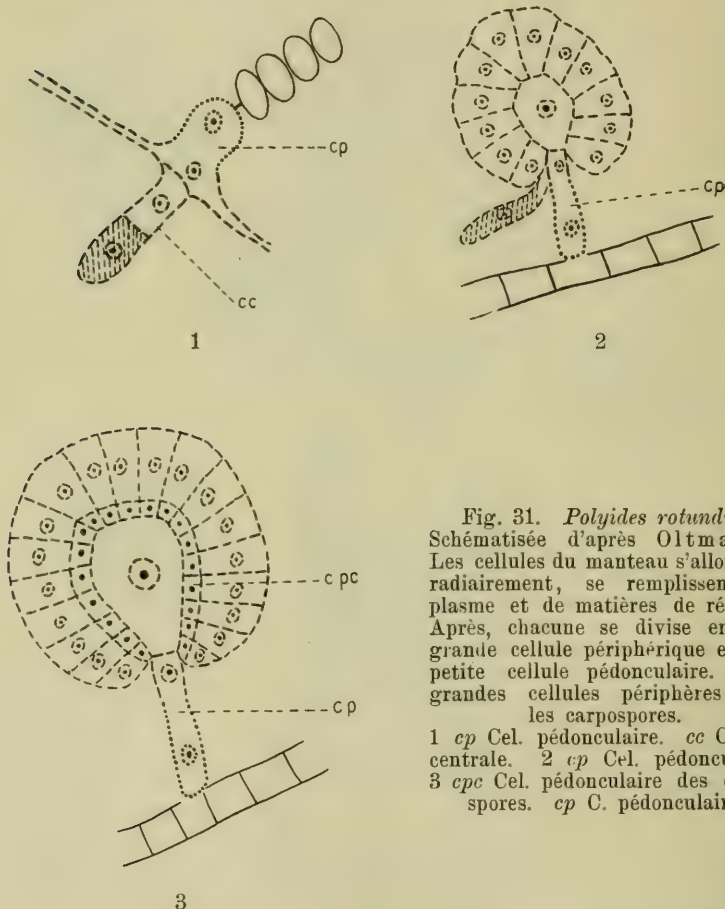


Fig. 31. *Polydides rotundus*. Schématisée d'après Oltmanns. Les cellules du manteau s'allongent radiairement, se remplissent de plasma et de matières de réserve. Après, chacune se divise en une grande cellule périphérique et une petite cellule pédonculaire. Les grandes cellules périphères sont les carpospores.
 1 cp Cel. pédonculaire. cc Cellule centrale. 2 cp Cel. pédonculaire. 3 cpc Cel. pédonculaire des carpospores. cp C. pédonculaire.

l'autre. Le noyau auxiliaire se divise en deux, comme il fait, nous l'avons vu, chez *Dudresnaya coccinea*. Puis il se forme une cellule centrale, qui différencie un court filament cellulaire sur le dos duquel se forment les carpospores, comme on le voit sur la figure 32.

Chez *Thuretelletta Shousbei* (Hassenkamp 1902), la concentration du procarpe est poussée plus loin; une cellule pédonculaire porte, en

effet, d'une part la cellule auxiliaire, surmontée d'une autre cellule, et d'autre part le carpogone, formé de 3 cellules (Fig. 35, 36).

Ici la cellule auxiliaire et le carpogone sont tellement proches qu'après la fécondation, la cellule auxiliaire d'une part et le carpogone de l'autre émettent chacun une papille; ces deux papilles se rencontrent et copulent en un canal de fusion par lequel passe le noyau sporogène.

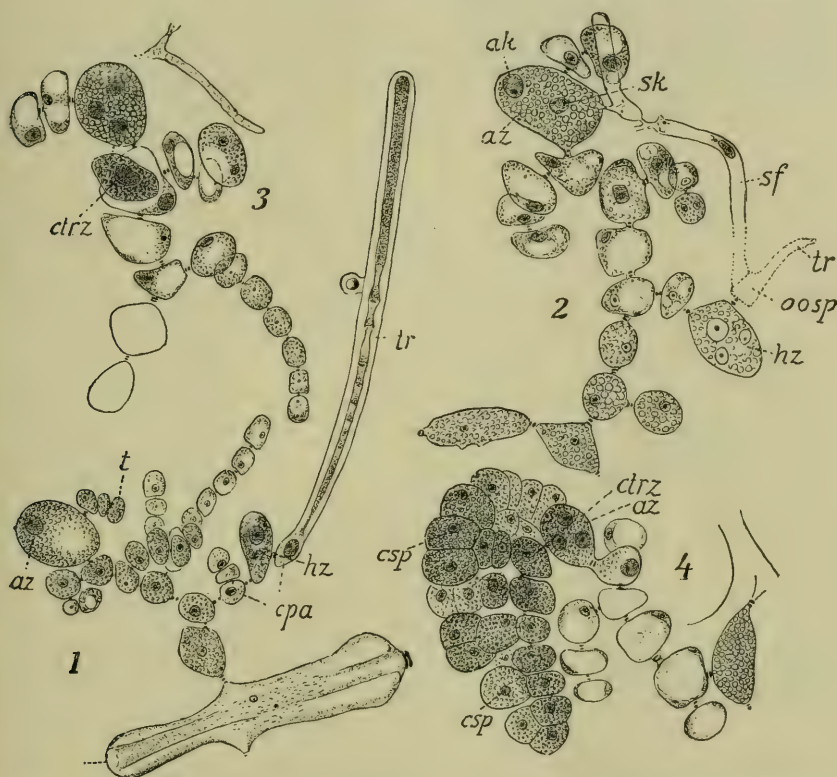


Fig. 32. *Gloeosiphonia*. D'après Oltmanns.

ak Noyau auxiliaire. az Cellule auxiliaire. ca Axe central. cpa Rameau carpogonial. vsp Carpospores. ctrz Cellule centrale. hz Cellule hypogyne. oosp Oospore. sf Filament sporogène. sk Noyau sporogène. t Cellule terminale du rameau du procarpe. tr Trichogyne. 1 Procarpe au début de la fécondation. 2 Procarpe, après l'entrée d'un noyau sporogène dans la cellule auxiliaire. 3 Procarpe, après l'individualisation de la cellule centrale. 4 Procarpe, après la différenciation des carpospores.

Chez *Antithamnion* Thur., (Phillips), la cellule pédonculaire qui porte le rameau carpogonial, formé de 4 cellules, sépare, après la fécondation seulement, une cellule latérale qui n'est autre que la cellule auxiliaire (Fig. 37, 3). Les détails de ces processus sont peu connus, mais ici la différenciation de la cellule auxiliaire est donc tardive.

De pareils procarpes s'observent chez *Griffithsia* (Fig. 37, 1), *Lejolisia*, *Rhodomela*, etc.

Les processus qui, après la fécondation, s'effectuent dans ces procarpes, diffèrent souvent par quelques particularités de ceux que nous avons vus se réaliser chez *Dudresnaya*, par exemple. Voici pour préciser ce qui se passe chez *Dasya elegans* (Fig. 38 et 39), d'après Oltmanns (1898). Le procarpe de cette Algue est, après la fécondation, constitué par une cellule pédoncule qui porte, d'un côté un rameau carpogonial formé de 4 cellules, et directement au-dessus d'elle la cellule auxiliaire. L'oogone (c'est la cellule la plus distale du rameau carpogonial) forme

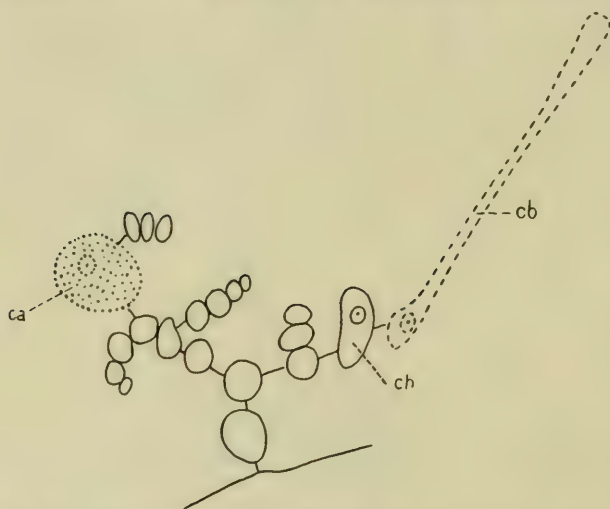


Fig. 33. Schématisée d'après Oltmanns à comparer avec la Fig. 32, 1. Un procarpe de *Gloeosiphonia* au début de la fécondation. *ca* Cellule auxiliaire. *cb* Cellule trichogyne. *ch* Cellule hypogyne.

une petite cellule sporogène latérale dans laquelle s'engage le syncaryon. Une communication se perce entre cette cellule sporogène et la cellule auxiliaire. Le noyau sporogène se divise en deux; l'un des deux noyaux-fils demeure près de l'orifice; l'autre émigre vers le sommet de la cellule auxiliaire, peu à peu accroît sa taille et devient énorme.

Le noyau auxiliaire se divise, et, pendant ce temps, le 2^e noyau sporogène émigre vers le bas de la cellule auxiliaire, du côté des noyaux auxiliaires, et ce noyau sporogène, lui aussi, se vésiculise et accroît ses dimensions. Puis la cellule de fusion se divise par une cloison parallèle à sa base en deux cellules superposées: une cellule pédieuse, contenant les deux noyaux auxiliaires ainsi que le deuxième noyau sporogène, et la cellule centrale, contenant seulement le premier noyau sporogène. Cette centrale engendre une file de cellules superposées, qui deviennent des spores (voir les figures données par Oltmanns 1898).

La réduction des gonimoblastes est plus considérable encore chez *Polysiphonia violacea* (Yamanouchi 1906). Le procarpe se forme aux dépens d'un rameau de trois ou quatre cellules (Fig. 40). De ces cellules, la plus importante au point de vue qui nous occupe est la cellule

située immédiatement au-dessous de la cellule apicale. Cette cellule axiale forme une couronne de cinq cellules périphériques qui l'entourent complètement. La 5^e cellule ainsi isolée par la cellule axiale est la cellule péricentrale. C'est elle qui formera le

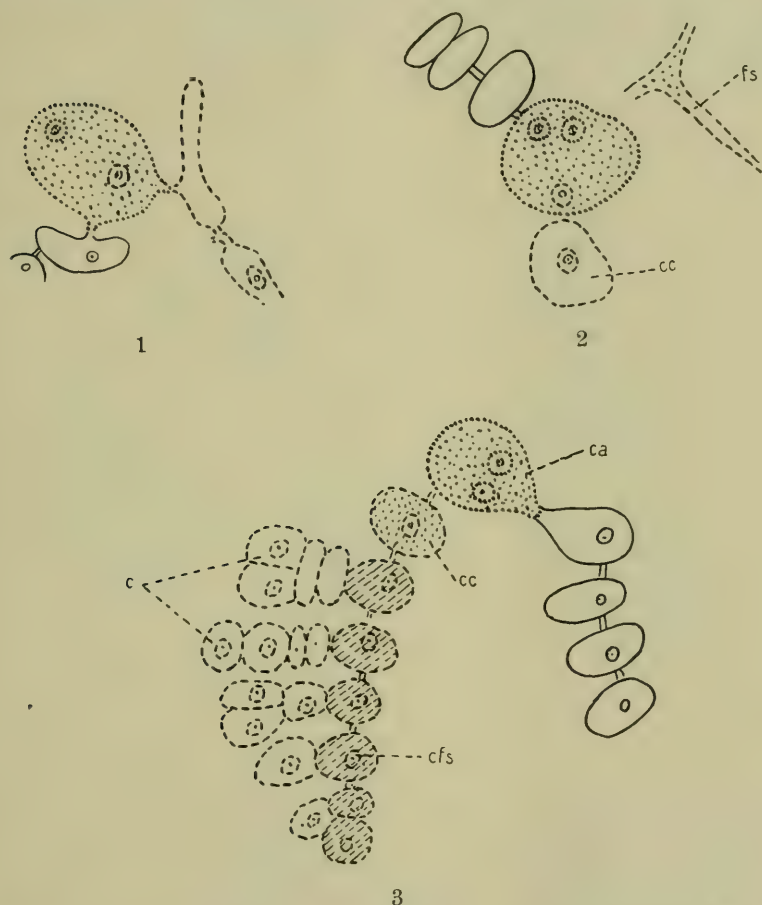


Fig. 34. *Gloeosiphonia*. Schématisée d'après Oltmanns (comparez les Fig. 2 et 3 avec les Fig. 3 et 4 de la Fig. 32).

2 fs Restes du filament sporogène. cc Cellule centrale. 3 ca Cellule auxiliaire.
c Carpospores. cfs Cellule formatrices des spores.

rameau carpogonial. Pour cela, elle se divise parallèlement à l'axe du procarpe en deux cellules superposées; puis des divisions ultérieures donnent 4 cellules formant une file sur le dos de la cellule péricentrale. De ces cellules, la plus distale deviendra le carpogone, et poussera à son sommet le trichogyne.

Les cellules auxiliaires se différencient à l'époque où se fait la fécondation (Fig. 41). A ce moment, la cellule péricentrale sépare d'elle deux cellules superposées, situées sur le côté de la branche carpogoniale, et, par des divisions ultérieures, on obtient la disposition représentée par la Fig. 40, 3, dans laquelle les contacts des diverses cellules indiquent leur filiation. On a donc deux groupes de cellules auxiliaires: un groupe inférieur de 2, et un groupe supérieur de 5. La cellule AJ, qui fait partie du groupe supérieur et est située entre le carpogone et la cellule péricentrale, est tout particulièrement importante.

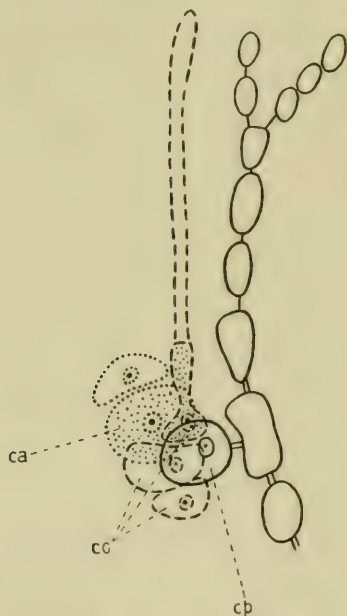


Fig. 35. *Thurettella Shousboei*. Schématisée d'après Hassencamp, à comparer avec la Fig. 36, 1. ca C. auxiliaire. cc Les 3 cellules du carpogone. cp Cellule pédonculaire.

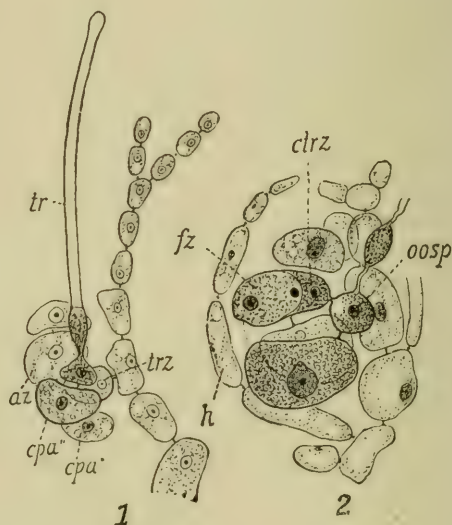


Fig. 36. *Thurettella Shousboei*. D'après Hassencamp (Oltmanns). 1 Procarme avant la fécondation. 2 Procarme après la fusion de la cellule sporogène et de la cellule auxiliaire. az Cellule auxiliaire. cpa Rameaux carpogoniaux. ctrz Cellule centrale. h Filaments protecteurs. fz Cellule de fusion. oosp Oospore. tr Trichogyne. trz Cellule pédonculaire.

Après fécondation, le noyau de fusion se divise en deux. Puis le carpogone se fusionne avec la cellule A, et celle-ci à son tour copule avec la cellule péricentrale. Alors les deux noyaux sporogènes passent dans la cellule péricentrale; une fois ce passage effectué, le trou entre AJ et le carpogone s'oblitére, et le carpogone se flétrit et finit par tomber.

Ici donc le filament sporogène n'existe, peut on dire, plus. Il est réduit à cette longueur infiniment faible qui sépare le carpogone de la cellule AJ; l'économie de substance et d'énergie est ici portée à son maximum.

Des faits très analogues nous sont offerts par une Céramiée, *Callithamnion corymbosum* (Fig. 42, 43, 44), bien connue depuis les recherches de Bornet et de Oltmanns' (1898).

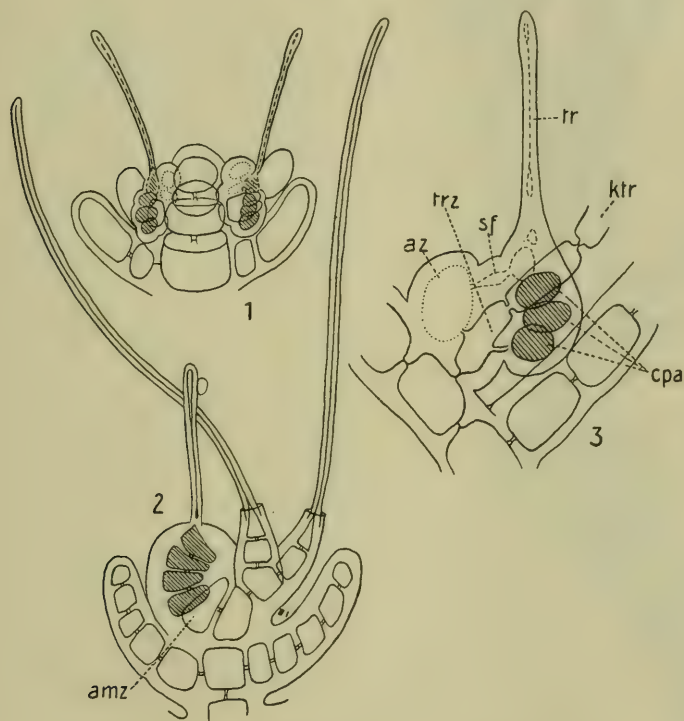


Fig. 37. Procarpes schématisés. D'après Phillips.

1 *Griffithia corallina*. 2 *Ptilota plumosa*. amz Cellule mère de la cellule auxiliaire.

3 *Antithamnion plumula*. az Cellule auxiliaire. sf Filament sporogène.

tr Trichogyne. cpa Rameaux carpogoniaux.

Le procarpe comprend un carpogone formé de quatre cellules, dont une seule est fertile, et qui est situé à mi-distance entre deux cellules-mères auxiliaires. Après fécondation, chaque cellule-mère auxiliaire se divise en deux: une petite cellule, dite cellule basilaire, et une grande, la cellule auxiliaire. Le carpogone émet un court filament sporogène, unicellulaire, qui produit à gauche et à droite une ou deux petites cellules sporogènes de chaque



Fig. 38. *Dasya elegans*.
D'après Kützing (Oltmanns).

côté. Les deux cellules sporogènes extrêmes se fusionnent chacune avec la cellule auxiliaire correspondante. Le noyau sporogène se divise, et alors se produisent des phénomènes très particuliers. Le noyau auxiliaire émigre dans l'angle externe de la cellule de fusion, le plus loin possible des noyaux sporogènes, et un des deux noyaux sporogènes émigre vers le sommet de la cellule auxiliaire. Durant ce déplacement, il augmente énormément de taille, et durant le même temps le noyau auxiliaire devient de plus en plus petit. De la sorte la cellule de fusion renferme trois noyaux, un dans chaque coin, le plus haut étant maintenant bien plus volumineux que les deux autres. Alors il s'isole par une cloison, à la partie inférieure de la cellule de fusion, une cellule pédonculaire qui contient les deux noyaux situés à son niveau : à savoir le noyau auxiliaire, et le 2^e noyau sporogène. Quant à la cellule supérieure, qui ne renferme que le gros noyau sporogène migrateur, c'est la cellule centrale qui, par des divisions répétées et en partie obliques, engendre les cellules qui deviendront les carpospores.

Ainsi donc, dans toutes les formes où il existe des cellules auxiliaires, c'est-à-dire chez toutes les Floridées, sauf les Némaliées, la génération 2x offre, au moins à ses débuts, des relations multiples et intimes avec la plante sexuée,

dans laquelle elle puise sa nourriture. Ces rapports peuvent être encore plus étroits que nous ne l'avons vu jusqu'ici, et aller jusqu'à des limites extrêmes.

Chez *Dudresnaya coccinea*, les cellules auxiliaires de deuxième catégorie se trouvent sur des rameaux formés environ par douze cellules; et les trois cellules médianes se caractérisent par leur plasma d'aspect très spécial. De ces trois cellules, seule la médiane est auxiliaire. Quant aux deux cellules annexes, elles peuvent être

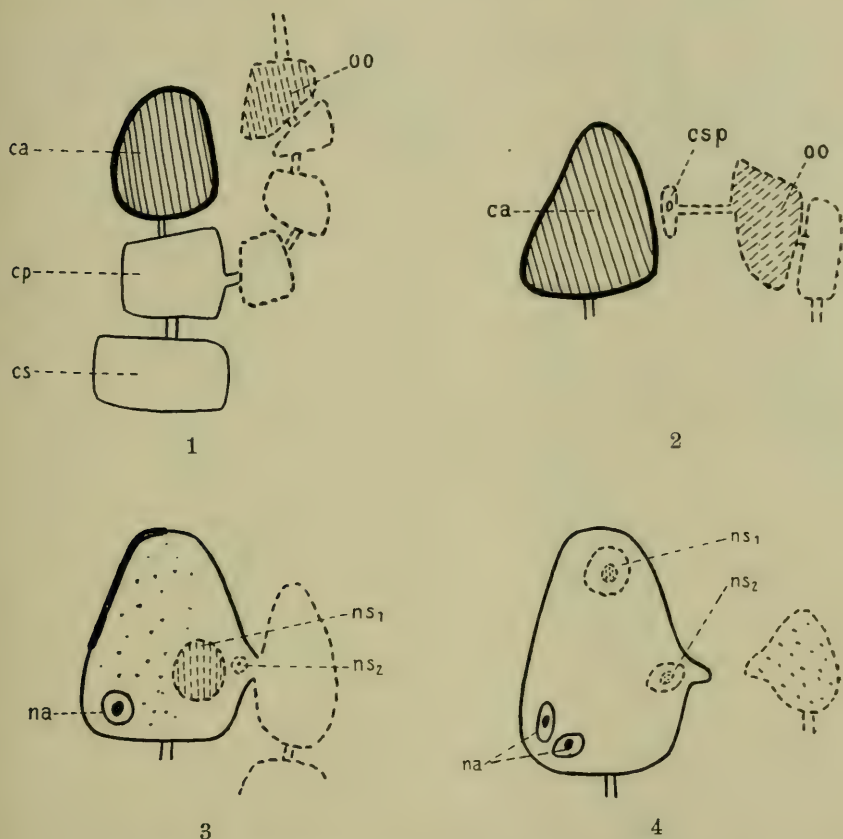


Fig. 39. *Dasya elegans*. Schématisée d'après Oltmanns.

- 1 Procarme fécondé. ca Cellule auxiliaire. cp C. pédonculaire. cs C. stérile.
 2 ca Cellule auxiliaire. csp Petite cellule sporogène. oo Oogone. 3 ns₁ Premier
 noyau sporogène. ns₂ Second noyau sporogène. na Noyau auxiliaire.
 4 ns₁ Premier noyau sporogène. ns₂ Second noyau sporogène. na Noyaux auxiliaires.

dénommées cellules nourricières (Nährzellen, Oltmanns 1898, p. 107), car elles se vident peu à peu d'une partie importante de leur contenu, lorsque la cellule auxiliaire est entrée en fonction. Ici donc nous trouvons une tendance des cellules voisines de la cellule auxiliaire proprement dite à seconder l'action de celle-ci en accumulant

elles aussi des réserves nutritives, qu'elles laisseront émigrer dans la cellule de fusion quand il en sera besoin.

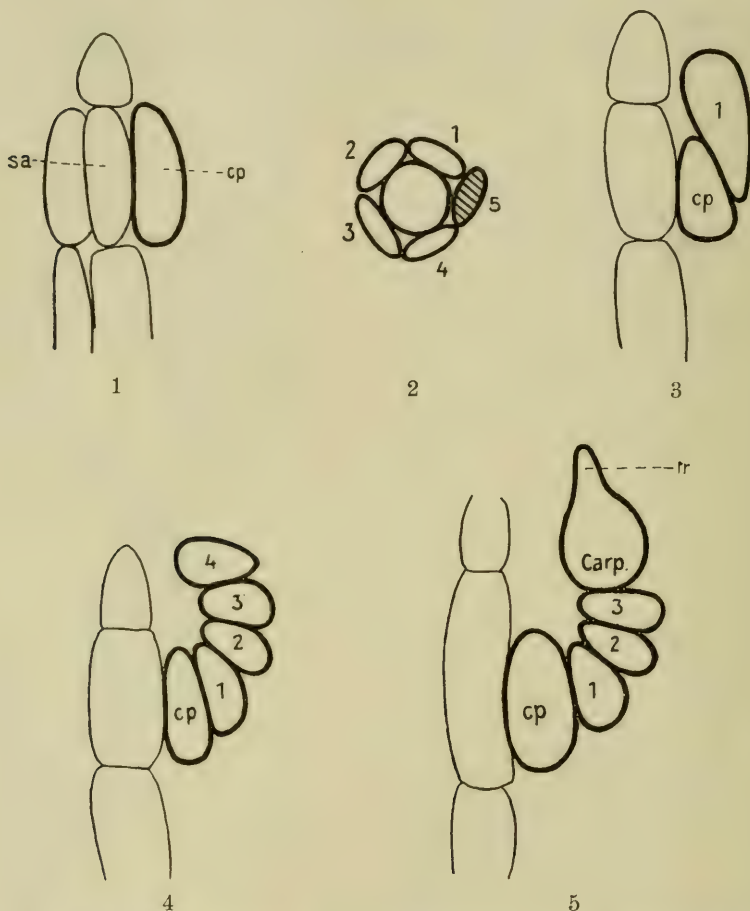
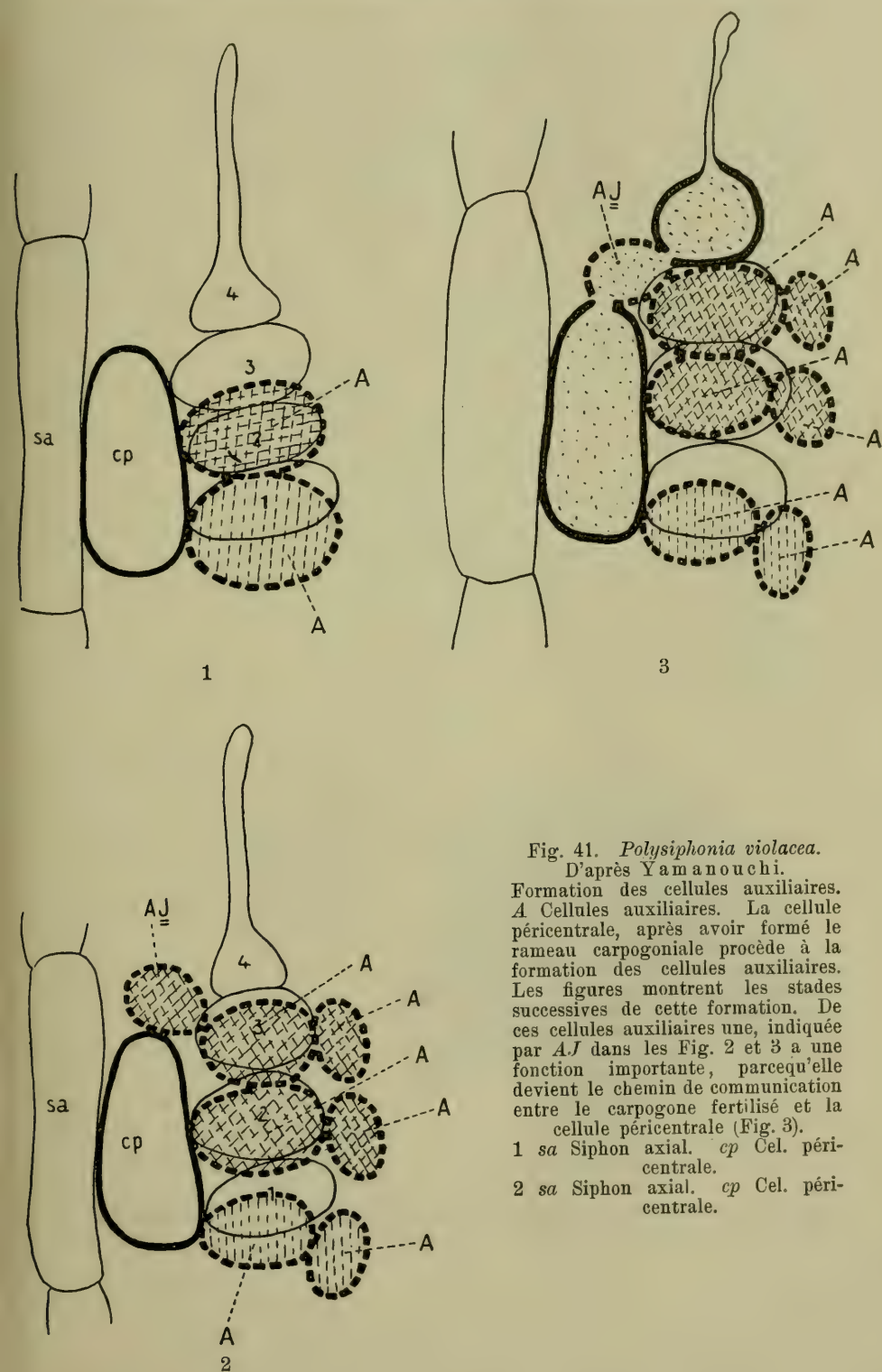


Fig. 40. *Polysiphonia violacea*. Développement du rameau carpogonial d'après Yamanouchi.

Le procarpe consiste au commencement d'une courte branche de 3 à 4 cellules. La plus importante est la cellule du siphon située immédiatement au dessous de la cellule apicale. Cette cellule du siphon augmente sa dimension et se divise successivement et forme 5 cellules périphériques, qui l'entourent complètement. La cinquième division donne une cellule péricentrale située entre la première et la quatrième (Fig. 40, 2) qui donne le rameau carpogonial. 1 Jeune procarpe avec cellule péricentrale (cp). sa Cellule de siphon. 2 Coupe transversale de la Fig. 1. (5) Cellule péricentrale. 3 Formation de la première cellule (1) du rameau carpogonial. 4 Les quatre cellules du rameau carpogonial sont formées. 5 Formation du carpogone (carp) et du trichogyne (tr) de la 4^{me} cellule du rameau carpogonial.

Chez *Callithamnion corymbosum*, Schmitz (1892) indique que, tardivement, la cellule auxiliaire et sa cellule basilaire se fusionnent

Fig. 41. *Polysiphonia violacea*.

D'après Yamanouchi.

Formation des cellules auxiliaires. A Cellules auxiliaires. La cellule péricentrale, après avoir formé le rameau carpogoniale procède à la formation des cellules auxiliaires. Les figures montrent les stades successifs de cette formation. De ces cellules auxiliaires une, indiquée par AJ dans les Fig. 2 et 3 a une fonction importante, parcequ'elle devient le chemin de communication entre le carpogone fertilisé et la cellule péricentrale (Fig. 3).

1 sa Siphon axial. cp Cel. péricentrale.

2 sa Siphon axial. cp Cel. péricentrale.

complètement. Ce fait peut être considéré comme une exagération du processus précédent. Mais il est vrai que Oltmanns (1898) n'a pas pu confirmer entièrement ces observations de Schmitz; il a vu la cellule auxiliaire émettre une papille jusque dans la cellule basilaire, mais il n'a pas pu constater avec certitude si cette papille était perforée. Cependant il le tient pour hautement vraisemblable.

Chez *Spondylothamnion*, un pas de plus est fait: les deux cellules auxiliaires se fusionnent en une grande cellule placentaire qui porte à sa périphérie les spores (Oltmanns 1904, p. 706). Et chez *Nitophyllum* (Phillips 1897), ces fusions ne se limitent plus aux cellules auxiliaires; mais celles-ci se fusionnent avec les cellules végétatives voisines en une formation plurinucléée qui constitue un placenta. De pareils **syncytiums placentoïdes** se retrouvent chez *Rhabdonia tenera* J. Ag., d'après Osterhout (1896), chez *Solieria* d'après Bornet (1880), chez *Gracilaria*, d'après Johnson (1897), chez *Sphaerococcus*, d'après Johnson (1888), et chez d'autres Rhodyméniaées encore (voir Okamura 1892).

Chez *Corallina mediterranea* et *virgata*, Solms-Laubach (1881) a observé que, après fécondation, toutes les cellules auxiliaires qui portent directement les carpogones et qui sont réunies et accolées en très grand nombre au fond d'un conceptacle commun se fusionnent à partir du centre en un vaste syncytium en forme de gâteau, qui porte sur ses bords des prolongements centrifuges, séparés du syncytium par une cloison. Ces prolongements sont les cellules centrales,

qui différencient une série basipète de carpospores. Le détail de ces phénomènes est mal connu. Heydrich, dans plusieurs mémoires (1907, 1909 I,) a fourni des indications sur la manière dont les filaments sporogènes atteignent les cellules auxiliaires, manière qui s'est trouvée être assez variable (voir en particulier Heydrich 1909 I, p. 83—84).

Ce n'est réellement que chez deux formes que l'on a des renseignements précis sur les très remarquables



Fig. 42. *Callithamnion corymbosum*.
D'après Thuret (Oltmanns).

phénomènes par lesquels s'élaborent ces masses syncytiales nourricières: l'une est *Polysiphonia violacea*, si soigneusement étudiée par Yama-

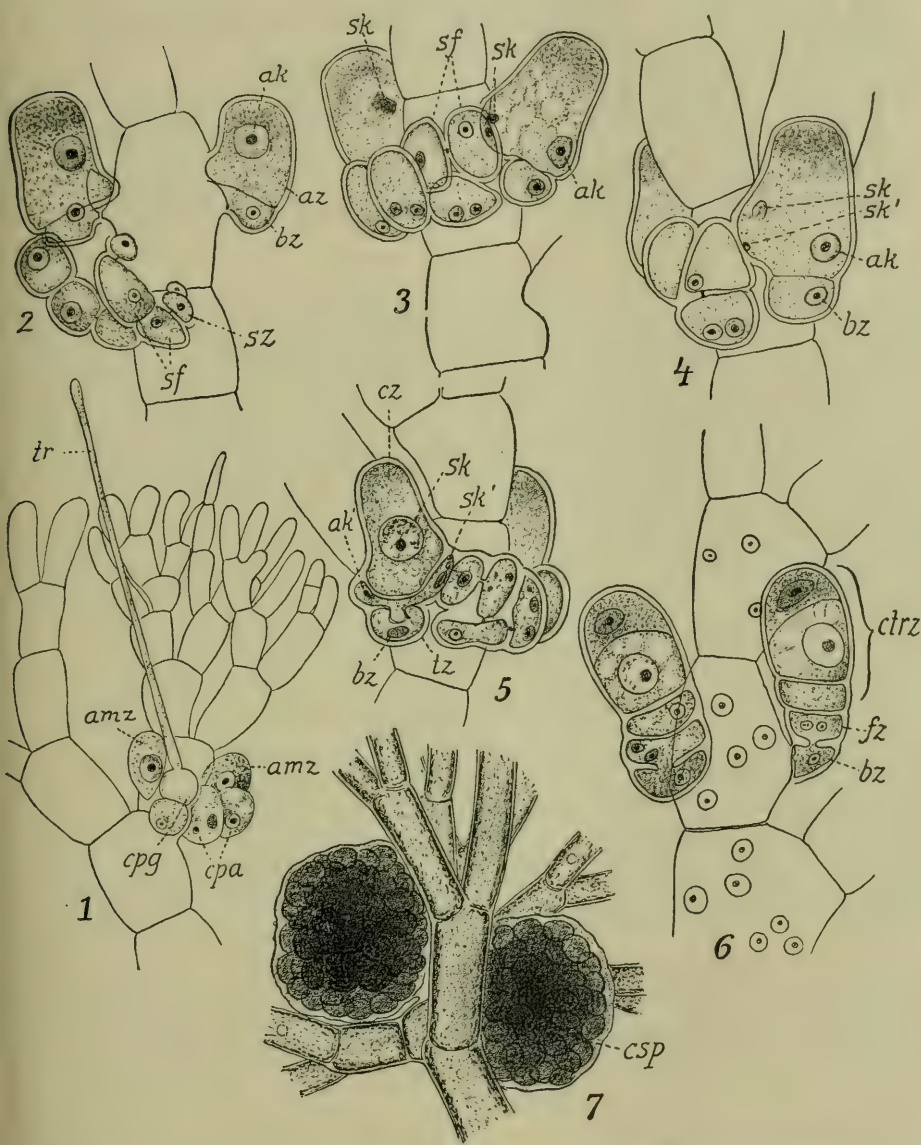


Fig. 43. Développement de la fructification chez *Callithamnion corymbosum*.

D'après Oltmanns et Thuret (Oltmanns).

- 1 Rameau portant un procarpe non fécondé. 2 Procarpe après la fécondation. 3 Procarpe après la pénétration et la division du noyau sporogène. 4 Emigration d'un noyau sporogène. 5 Procarpe, après la différenciation de la cellule pédieuse. 6 Divisions de la cellule centrale. 7 Fructification mûre. ak Noyau auxiliaire. amz Cellule-mère des cellules auxiliaires. az Cellule auxiliaire. bz Cellule basale. cpa Rameau carpogonial. cpg Carpogone. cz, ctrz Cellules centrales. csp Carpospores. fz et tz Cellule pédieuse. sf Filaments sporogènes. sk Noyau sporogène. sz Cellule sporogène.

nouchi (1906); — l'autre *Chylocladia kaliformis*; et nous devons sa connaissance à Hassenkamp (1902).

Nous avons vu que, chez *Polysiphonia violacea*, le ventre de l'oogone s'ouvre après fécondation dans une certaine cellule auxiliaire, la cellule A, située presque à son contact, laquelle à son tour s'ouvre dans la cellule péricentrale. Et, par ces orifices de communication, le noyau de fusion déjà dédoublé gagnait la cellule péricentrale.

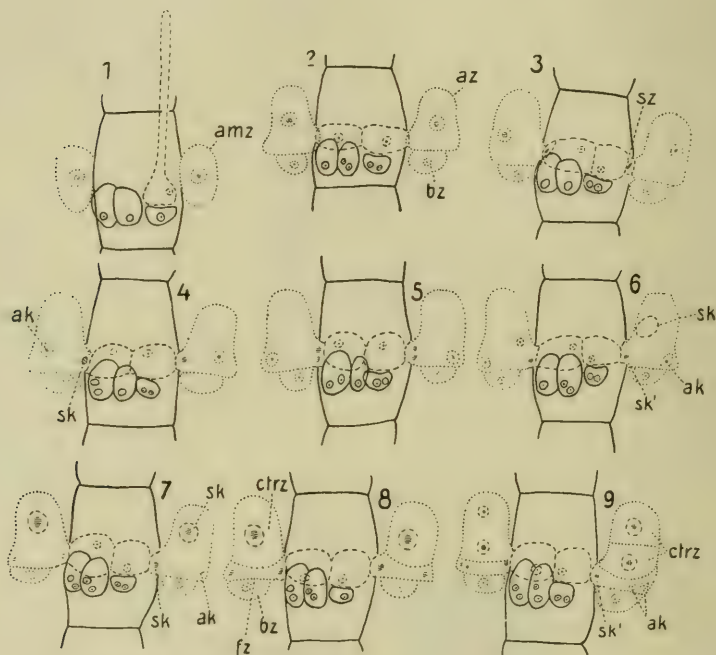


Fig. 44. *Callithamnion corymbosum*. D'après Oltmanns.

Schéma pour la fusion des cellules sporogènes avec les cellules auxiliaires.
 amz Cellule mère de la cellule auxiliaire. az Cellule auxiliaire. bz Cellule basale.
 fz Cellule pédieuse. ctrz Cellule centrale. sk Noyau sporogène.
 ak Noyau auxiliaire.

Aussitôt les plasmodesmes qui réunissent les diverses cellules auxiliaires s'agrandissent beaucoup, et les noyaux de ces cellules auxiliaires passent eux aussi dans la cellule péricentrale. Finalement il se forme une grande cellule irrégulière, la cellule centrale, qui contient plusieurs noyaux. Deux de ces noyaux sont sporophytiques, les autres (au nombre de 3 ou 4) gamétophytiques. Les deux noyaux 2x sont situés au sommet de la cellule centrale, et les noyaux x à la base. Ceux-ci se désorganisent et se détruisent peu à peu. Les

noyaux sporogènes subissent une série de mitoses, et la cellule centrale forme des lobes irréguliers dans chacun desquels passe en général un seul noyau $2x$. Ce noyau se divise; une carpospore terminale se sépare, la partie inférieure du lobe persistant sous forme d'un pédoncule qui rattache la carpospore à la cellule centrale syncytiale. Une fois les spores développées, la cellule centrale croît encore, s'étend dans tous les sens par assimilation des cellules voisines, jusque et y compris la cellule du siphon axial.

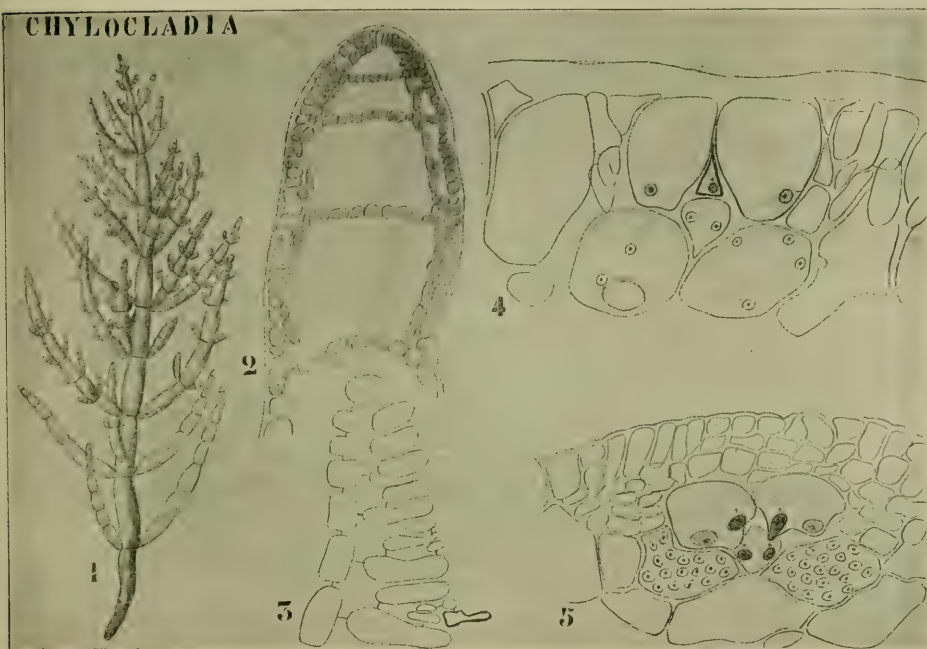


Fig. 45. *Chylocladia*. D'après Hassenkamp, Engler et Prantl (Lotsy). 1 Rameau adulte. 2 Section longitudinale dans l'extrémité d'une pousse. 3 Section longitudinale, montrant un rameau carpogonial. 4 Coupe transversale, montrant l'oogone et les deux cellules auxiliaires. 5 Passage de deux noyaux de zygote dans les cellules auxiliaires. Les noyaux auxiliaires sont striés, le syncaryon et ses dérivés indiqués par une croix.

Plus remarquable encore est le mode de différenciation du placenta chez *Chylocladia kaliformis* (Fig. 45, 45a, 46). Cette Rhodyméniacée, déjà étudiée par Hauptfleisch (1893) a fait l'objet d'un beau travail de Hassenkamp (1902).

Les rapports du procarpe se comprennent aisément à l'aide de deux sections, l'une longitudinale, et l'autre transversale. La coupe longitudinale (Fig. 46) montre le rameau carpogonial, formé de quatre

cellules, dont la terminale est seule fertile, porté sur une très volumineuse cellule, la cellule de fixation.

La section transversale (Fig. 45, 45a) montre les rapports du rameau carpogonial avec les cellules auxiliaires. Celles-ci sont au nombre de deux; chacune est portée par une cellule basilaire. Chacun des couples formé par une cellule auxiliaire et sa cellule basilaire est

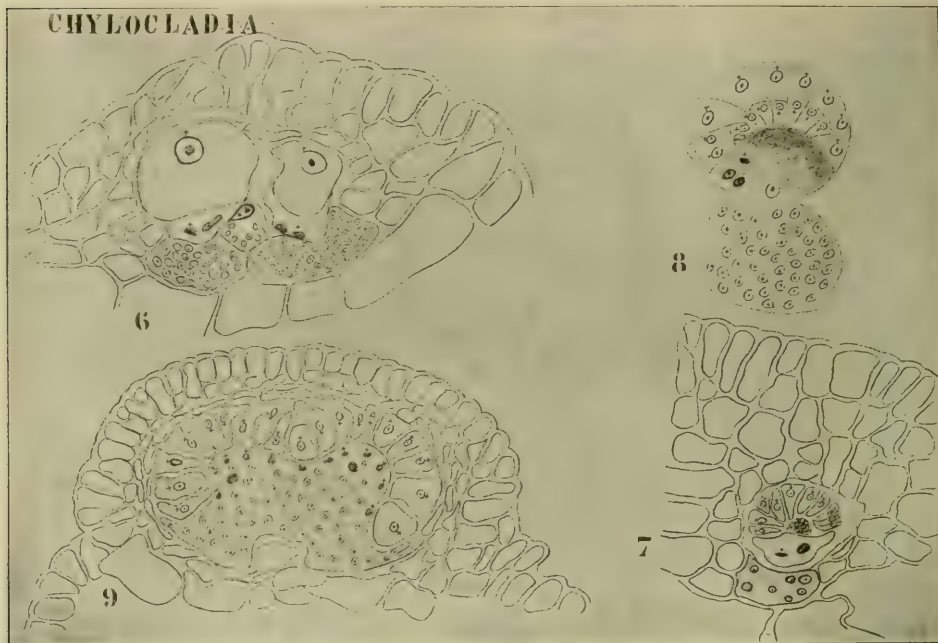


Fig. 45a. *Chylocladia kaliformis*. D'après Hassenkamp (Lotsy).

Les noyaux auxiliaires sont striés, le syncaryon et ses dérivés marque une +.
 6 La cellule auxiliaire se divise en une cellule centrale et une cellule pédieuse.
 7 La cellule centrale se divise en une série de cellules radiales, avec un reliquat central.
 8 Chacune des cellules radiales sépare une petite cellule pédonculaire, la grosse cellule périphérique devenant une carpospore. En même temps la cellule pédieuse se fusionne avec la cellule basale.
 9 Les cellules pédonculaires des carpospores se déposent elles aussi dans la cellule de fusion.

issu de la division d'une cellule mère auxiliaire. Les cellules auxiliaires sont uninucléées et ne contiennent que peu de protoplasme, tandis que les cellules basilaires sont plurinucléées et très riches en protoplasme.

Après fécondation, le syncaryon se divise à l'intérieur du carpogone en 4 noyaux; (dans le cas, réalisé parfois, où il n'existe qu'une cellule auxiliaire, il ne se forme dans le carpogone que deux noyaux). Ces noyaux sporogènes contiennent de fines granulations chromatiques,

mais pas de nucléole. Ceci les distingue des noyaux des cellules auxiliaires, à gros nucléole arrondi, et sans trace de chromatine dans le reste de la cavité nucléaire.

Les cellules auxiliaires émettent vers le carpogone chacune une papille. Ces papilles s'enfoncent profondément dans la cellule-œuf, puis se percent d'un orifice par lequel un noyau sporogène passe dans chacune des cellules auxiliaires. Puis l'orifice de passage s'obture. Jamais les noyaux sporogène et auxiliaire ne se rapprochent, mais le noyau sporogène se rend dans la partie de la cellule auxiliaire qui est du côté de la surface du thalle.

Chemin faisant, il devient énorme et prend un contour irrégulier. Le noyau auxiliaire ne bouge pas de sa place originelle. Après avoir grossi beaucoup, le noyau sporogène se divise, et le noyau auxiliaire se divise aussi. Puis une cloison isole une cellule pédieuse et une cellule centrale, celle-ci ne possédant qu'un noyau, 2x. Cette cellule centrale forme les spores. Pour cela, elle se divise par une cloison radiale en deux moitiés droite et gauche; chacune de ces moitiés se divise à nouveau par des cloisons radiales dirigées en tous sens, de sorte qu'il se forme autour d'un corps central de reliquat un hémisphère de cellules pyramidales longues et étroites, comme le montre la fig. 45 a. Chacune de ces cellules pyramidales sépare par une cloison tangentielle située près de sa pointe interne une petite cellule pédonculaire. La partie externe, beaucoup plus grande, est la jeune carpospore.

À ce moment interviennent les processus de fusions cellulaires. La cellule pédieuse et la cellule basilaire située du même côté qu'elle se fusionnent les premières; le plasma riche et plurinucléé de la cellule basilaire envahit alors la cellule pédieuse. L'orifice de communication s'élargit peu à peu, et devient bientôt aussi large que toute la surface de contact des deux cellules. Puis peu à peu les cellules les plus proches des cellules basilaires voient leur plasma s'épaissir et leurs noyaux se multiplier, et à leur tour elles sont assimilées par la vaste cellule syncytiale. Puis, même les cellules

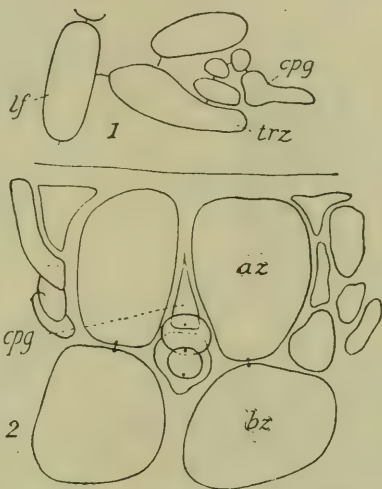


Fig. 46. *Chylocladia kaliformis*. D'après Hassenkamp (Oltmanns). 1 Coupe longitudinale, montrant un rameau carpogonial. lf Filament longitudinal. trz Cellule pédonculaire. cpg Carpogone. 2 Coupe transversale dans ce rameau. cpg Carpogone. az Cellule auxiliaire. bz Cellule basale.

pédonculaires des carpospores se dépensent dans la formation placentaire, et celle-ci porte alors directement les spores à sa surface. Avec l'âge, les noyaux de ce placenta se rapprochent peu à peu de sa périphérie, et là se dissolvent et se détruisent.

La formation placentaire („placentartiges Gebilde“ Hassenkamp 1902, p. 78) atteint donc ici un summum de développement, et grâce à elle toutes les carpospores peuvent directement puiser leur nourriture dans un vaste réservoir nutritif, au lieu de ne recevoir leurs aliments que par un tissu entrecoupé de cloisons. L'avantage

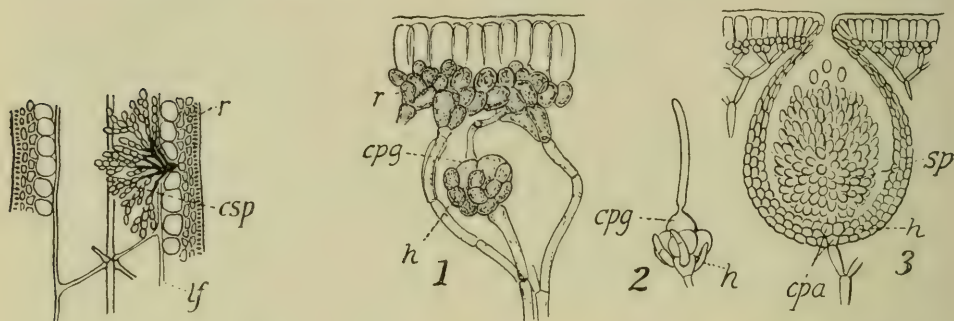


Fig. 47. *Lemanea torulosa*.

D'après Schmitz
Oltmanns).

Coupe transversale dans
une pousse fertile.

csp Carpospores. lf Filaments
longitudinaux.

r Ecorce

On voit nettement les
courts filaments sporogènes,
qui ont poussé en direction
centripète vers la cavité
centrale du rameau fertile,
pour y former des chaînes
de carpospores.

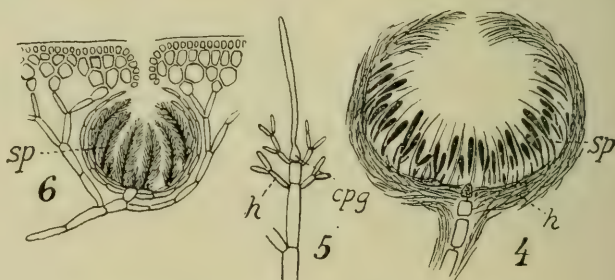


Fig. 48. 1—3 *Scinaia* et 4—6 *Galaxaura*.

D'après Oltmanns.

pour elles est évident, et il est d'autre part extrêmement curieux de voir ainsi prendre naissance un vaste syncytium parsemé et de noyaux sporophytiques et de noyaux gamétophytiques.

Non seulement la plante sexuée nourrit la génération 2x, mais encore chez beaucoup de Floridées on la voit, par des dispositifs spéciaux, protéger les filaments sporogènes contre les influences extérieures. Ainsi, dans certaines Algues rouges, les gonimoblastes ne sont pas situés à la surface de la plante sexuée, mais à son intérieur. Chez une Némaliée, *Dermonema*, par exemple, les filaments sporogènes rampent parallèlement à la surface dans les tissus de la plante sexuée,

et émettent des rameaux latéraux, perpendiculaires à eux, qui se ramifient et forment aux extrémités de ces ramifications les carpogones. Chez *Lemanea* (Fig. 47), chez *Scinaia* (Fig. 48), le carpogone se trouve enfoncé dans l'écorce des rameaux sexués, et les filaments sporogènes poussent vers l'intérieur, vers la cavité de l'écorce de la plante.

Des apparences analogues se retrouvent dans diverses Gigartiniées (*Harveyella*, *Gigartina*, *Chondrus*, etc.).

Dans les Chaetangiacees, chez *Galaxaura* (Fig. 48) en particulier, la protection est assurée par un autre procédé. Ici, dès avant la fécondation, il s'engendre des filaments qui forment autour des oogones une enveloppe protectrice très comparable au périthèce des Ascomycètes. Les filaments sporogènes rampent tout le long des parois de ce périthèce, émettent des rameaux ramifiés qui en remplissent toute la cavité et qui portent les carpospores.

II. $2x$ et x sont indépendantes l'une de l'autre et présentent un égal développement.

Deux modalités sont à distinguer:

1° les pieds x et les pieds $2x$ ne présentent pas de différences au point de vue morphologique, — exactement comme cela a lieu pour les Floridées tétrasporiques et les Floridées cystocarpiques;

2° les individus gamétophytiques et les individus sporophytiques présentent au contraire des différences morphologiques plus ou moins accusées. Ce cas doit être considéré comme plus évolué que le premier.

1° Pas de différences morphologiques entre le gamétophyte et le sporophyte: *Dictyotacées*.

Le cas typique est offert par *Dictyota dichotoma* (Fig. 49, 50), bien connue depuis les travaux de Williams (1903 et 1904). Cette Dictyotacée présente trois catégories d'individus: mâles (portant des anthéridies), femelles (portant des oogones), neutres (portant des tétrasporanges).

Dès 1900, Mottier avait reconnu que la cellule-mère des tétraspores est le siège d'une réduction chromatique, et Williams, en étudiant les phases critiques de la vie cytologique de cette Algue, a dégagé nettement cette conclusion que les pieds tétrasporiques d'une part et les pieds sexués de l'autre sont les deux phases d'une alternance de générations.

Williams a reconnu, en effet, que les plantes sexuées sont caractérisées par des noyaux à 16 chromosomes, et que les oosphères et les anthérozoïdes en ont ce même nombre. Après l'union des pronuclei, un deuxième nucléole apparaît dans le noyau de fusion.



Fig. 49. *Dictyota dichotoma*. D'après Thuret (Oltmanns). Plante adulte.

Williams croit qu'il représente la chromatine apportée par l'anthérozoïde. La première mitose du syncaryon montre à la métaphase 32 chromosomes (Fig. 51), et la plante tétrasporique, qui représente la génération sporophytique, en présente également 32 dans ses noyaux. Les deux mitoses du tétraspore montrent les traits caractéristiques des divisions méiotiques: synapsis, formation d'un nombre

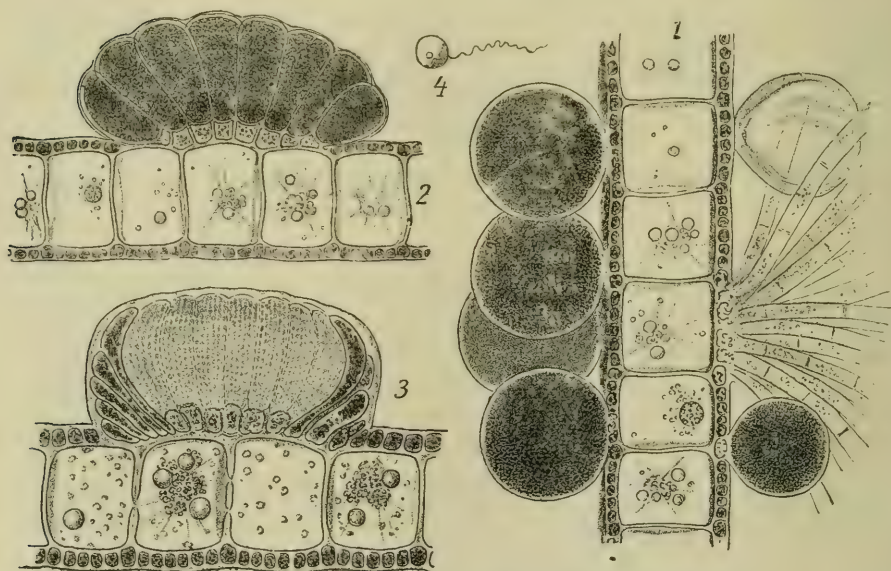


Fig. 50. *Dictyota dichotoma*. D'après Thuret (Oltmanns). Coupes transversales du thalle: 1 Avec des sporanges. 2 Avec un sore femelle. On voit les oogones pressés les uns contre les autres. 3 Avec un sore mâle, montrant l'enveloppe en forme de cupule et les multiples anthéridies filamenteuses y incluses.

de chromosomes égal au nombre haploïde, et en forme de lentilles arrondies, d'anneaux (cf. *Podophyllum* et *Helleborus* Mottier 1900). La première mitose est hétérotypique, la deuxième homéotypique.

Ainsi les recherches cytologiques justifient cette conclusion que les tétraspores donneraient les plantes sexuées, et les œufs les pieds asexués. Mais, depuis, Hoyt (1910) a établi expérimentalement cette alternance. Des œufs fécondés de *Dictyota dichotoma* lui ont fourni, — en cultures pures naturellement —, 33 plantes, toutes tétrasporiques; et des tétraspores issues de ces plantes lui ont fourni 64 plantes, toutes sexuées. Les tétraspores formées sur un même pied donnaient d'ailleurs à la fois des pieds ♂ et des pieds ♀, et en proportions assez variables: un premier lot de 17 tétraspores a donné 14 ♀ et 3 ♂; et un deuxième lot de 47 tétraspores 26 ♀ et 21 ♂.

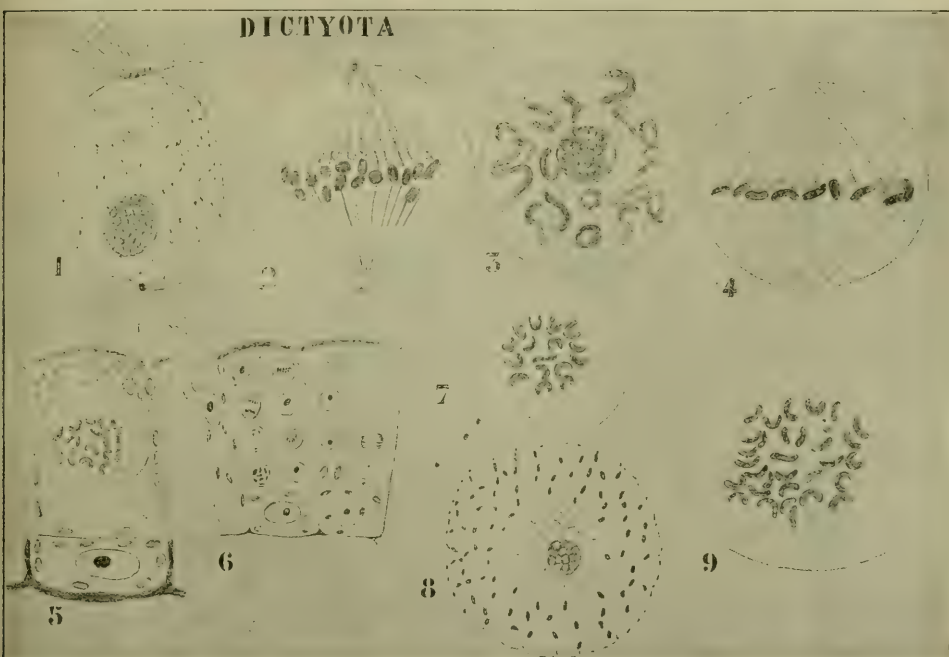


Fig. 51. Karyokinèses chez *Dictyota*. D'après Williams (Lotsy). Schématisé. 1 Noyau quiescent et végétatif d'un pied tétrasporique. 2 Métaphase de la division de ce noyau. 32 chromosomes. 3 Première division du noyau de la cellule-mère des tétraspores. 16 chromosomes. 4 Mitose de germination des tétraspores. 16 chromosomes. 5 Un oogone et sa cellule pédonculaire. 6 Mitoses dans les anthéridies, 16 chromosomes. 7 Mitose de la division cellulaire qui sépare l'oögon de sa cellule pédonculaire, 16 chromosomes. 8 Fécondation. 9 Première division du zygote, 32 chromosomes.

L'alternance est ainsi indiscutablement établie, et dès lors il semble bien que, dans les points où il n'existe pas de *Dictyota* sexués,

il doit exister un processus végétatif de multiplication de l'Algue, ou quelque déviation des conditions normales, pareille à celle dont l'existence est très probable chez *Polysiphonia violacea*, *Agardhiella tenera* et *Rhodymenia palmata* (voir page 70).

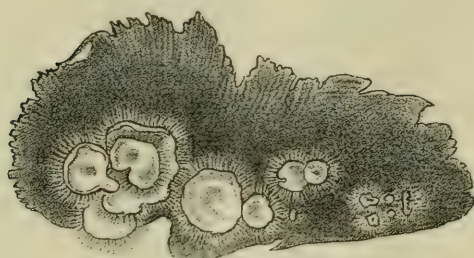


Fig. 52. *Zanardinia collaris*. D'après Reinke (Oltmanns).

Jeunes disques fixés sur un thalle plus âgé.

A priori on pouvait suspecter l'existence d'une alternance analogue chez *Zanardinia*, genre où jamais les zoosporanges et les organes sexués ne se trouvent sur les mêmes pieds, mais qui, contrairement à *Dictyota*, est hermaphrodite. Et en

effet Yamanouchi a récemment constaté, par la méthode cytologique, cette alternance chez *Zanardinia collaris* Crouan (1911) (Fig. 52), dans une note préliminaire. Dans les cellules du thalle discoïdal

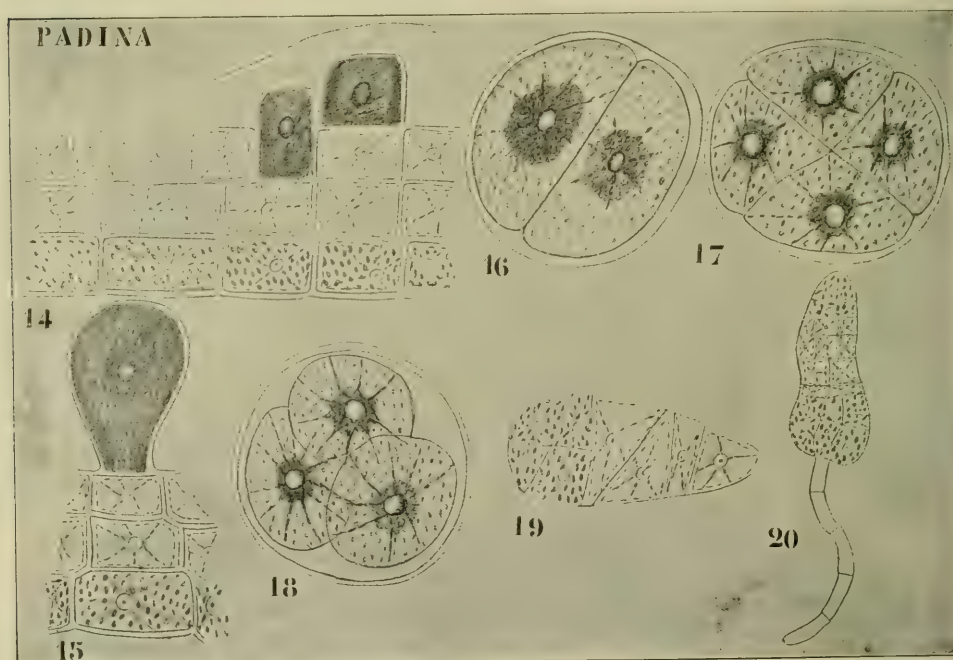


Fig. 53. *Padina*. D'après Reinke (Lotsy).

Tétraspores, formation et germination des tétraspores.

14, 15 Différenciation des tétrasporanges. 16, 17, 18 Formation des tétraspores.

19, 20 Germination des tétraspores.

des pieds à tetrasporanges existent 44 chromosomes. Lors de la première division de la cellule-mère des spores 22 gemini apparaissent, et il se forme 4 zoospores à 22 chromosomes. Au cours de ces mitoses existent des centrosomes. La zoospore engendre un thalle à 22 chromosomes, sur lequel se forment les organes ♂ et ♀. Les gamètes possèdent également 22 chromosomes. Le zygote en a 44, et le cycle reprend.

Donc la preuve cytologique est faite de l'alternance. Ici la ressemblance entre le sporophyte et le gamétophyte est telle que, à Naples, où, en Octobre, on ne trouve que des thalles stériles (les fructifications sexuées apparaissent en Février-Mars, et les tétrasporanges en Janvier-Février), on ne peut pas dire quelle est leur nature.

Par extension, on peut considérer comme réelle une pareille alternance dans le genre *Padina* (Fig. 53) (Lotsy 1907, p. 290), où les oogones et les anthéridies se trouvent, comme chez *Zanardinia*, sur les mêmes pieds; — dans le genre *Zonaria* (par exemple *Zonaria flava*, où, d'après Sauvageau 1905, il existe 3 sortes d'individus); — et dans les genres *Leptonema*, *Lithoderma*, *Ralfsia*, *Asperococcus*, toutes formes qui n'ont pas en général à la fois des tétrasporanges et des organes sexuels.

Cependant, comme dans le cas des Floridées, il existe quelques exceptions à cette règle très générale:

Chez *Asperococcus scaber* Kuckuck, on trouve parfois les organes sexués et asexués réunis sur les mêmes individus (Kuckuck 1900). De même chez *Phloeocaulon* (Oltmanns 1904, p. 462). De même chez *Strepsithalia* (Sauvageau 1896). Ces exceptions apparentes s'expliquent certainement par des raisons analogues à celles que nous avons invoquées pour les Floridées.

Dans les derniers genres que j'ai nommés, on voit naître les premières traces d'un dimorphisme entre les pieds sexués et les pieds tétrasporiques. Ainsi, chez *Asperococcus compressus* Griff., Sauvageau (1896) indique que les sporanges pluriloculaires se trouvent sur des individus de plus petite taille. Et, d'après le même auteur (1896), chez *Strepsithalia curvata* Sauv., les filaments assimilateurs offrent des différences suivant les individus: „Sur ceux pourvus de sporanges uniloculaires, ils sont généralement longs, en majeure partie claviformes. Sur les individus à sporanges pluriloculaires, ils sont plus courts, et, s'ils sont parfois plus larges à leur sommet qu'à leur base, cette différence n'est pas aussi nette que chez les précédents“ (p. 56). De même, chez *Strepsithalia Liagorae* Sauvageau, les filaments assimilateurs ont en général une longueur de 80 à 230 μ sur les individus à sporanges uniloculaires, et de 45 à 85 μ sur les individus à sporanges pluriloculaires.

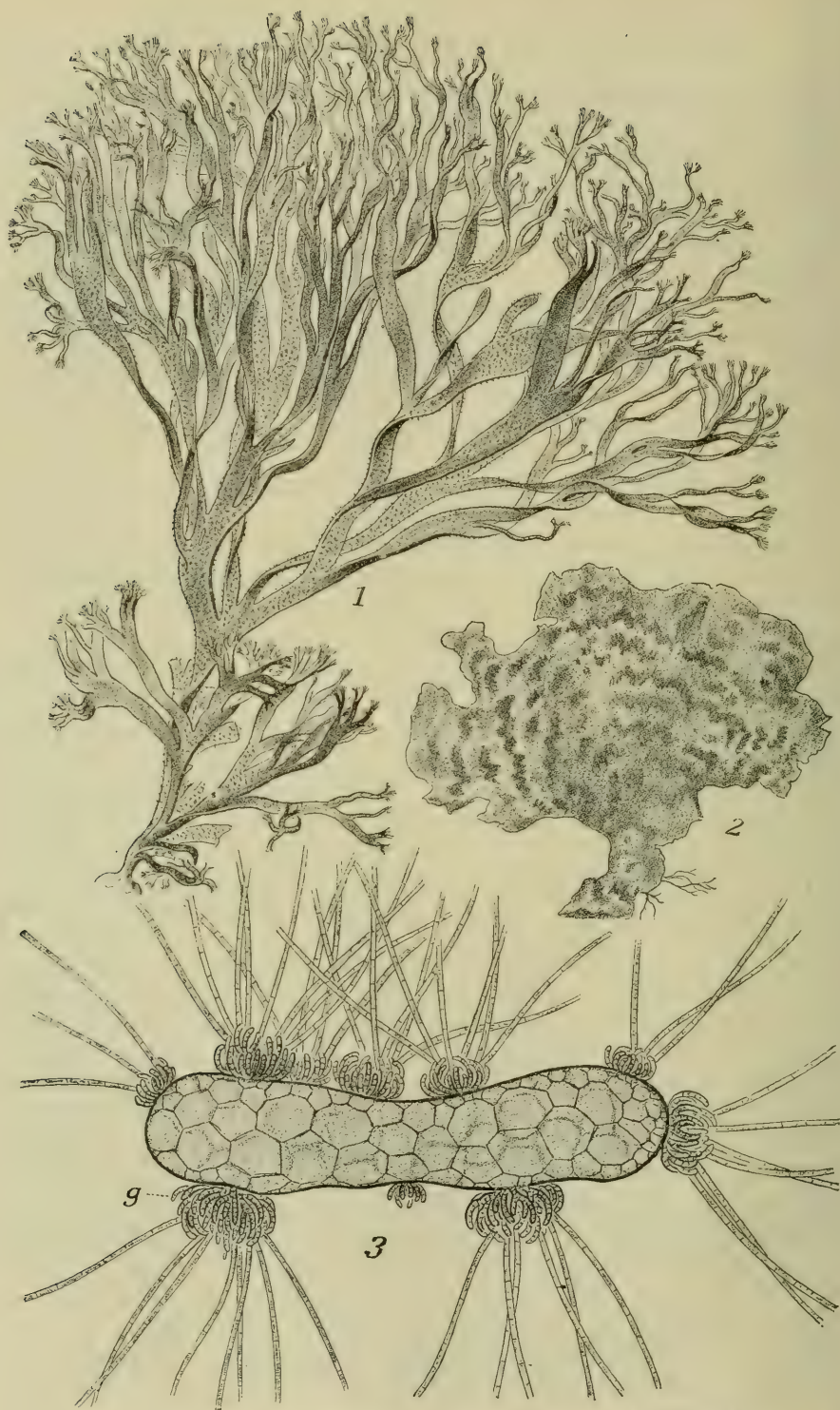


Fig. 54. *Cutleria*. D'après Thuret et De Janczewski (Oltmanns).
 1 *Cutleria multifida*. 2 *Cutleria adspersa*. 3 Coupe transversale du thalle de
C. multifida, avec des gamétanges g.

Nous passons donc ainsi par des transitions ménagées au cas où les générations x et $2x$ sont nettement différentes par leur morphologie.

2^o Des différences morphologiques nettes entre le gamétophyte et le sporophyte: *Cutlériacées*.

Les *Cutlériacées* nous en offrent un magnifique exemple. Ce sont, comme l'on sait, des Algues hétérogames, formées de filaments ramifiés. Les deux formes les plus étudiées au point de vue qui nous occupe sont: d'une part une forme sexuée, *Cutleria multifida* Grev., et d'autre part *Aglaozonia reptans* Kütz. (ou plutôt, pour satisfaire à la loi de priorité, *Aglaozonia parvula* Zanardini, comme le fait remarquer Sauvageau [1899 p. 268], car l'espèce *Zonaria* (*Aglaozonia*) *parvula* est de Greville 1828, et *Zonaria* (*Aglaozonia*) *reptans* de Crouan 1833). Cet *Aglaozonia* est une petite Algue qui se reproduit par zoospores.

Les deux formes en question ont, à l'état adulte, un aspect bien différent: *Aglaozonia parvula* forme une croûte qui atteint la taille de la main, et porte des sporanges sur la face supérieure. Quant à *Cutleria multifida*, c'est une forme de grande taille, ramifiée dans un plan et presque dichotome.

A Naples, Falkenberg (1879) a fait sur la germination des zygotes de *Cutleria multifida* des observations fondamentales. 24 heures après le début de la germination, il s'est formé un filament de 4 cellules, et, 4 à 6 semaines après, un filament dressé, fait de 8 à 15 cellules superposées, et pourvu d'un rhizoïde. Au bout de 6 à 8 semaines, une cellule de la base du filament dressé fait saillie, se divise, et, par des cloisonnements radiaux et tangentiels, produit une lame rampante, perpendiculaire à la colonnette dressée, et qui est formée, à complète différenciation, de trois épaisseurs de cellules.

Peu à peu la lame basilaire rampe, se lobe, s'élargit; par suite on doit considérer la colonnette dressée comme un proembryon non susceptible d'accroissement ultérieur, et la lame basilaire rampante comme l'état jeune d'une plante nouvelle. Or celle-ci est étroitement comparable à un *Aglaozonia*. Et Falkenberg effectivement tira cette conclusion qu'il y a alternance entre *Cutleria multifida*, forme gamétophytique, et *Aglaozonia parvula* (*reptans*) forme sporophytique. Sauvageau (1899, p. 275) a proposé d'appeler formes Falkenberg, ou formes falkenbergiennes, ces plantules destinées à se transformer en *Aglaozonia*. Les conditions de vie des deux espèces envisagées sont d'ailleurs favorables aux idées de Falkenberg. En effet, à Naples, *Cutleria*

multifida et *Aglaozonia parvula* vivent toutes deux à quelques mètres au-dessous de la surface.

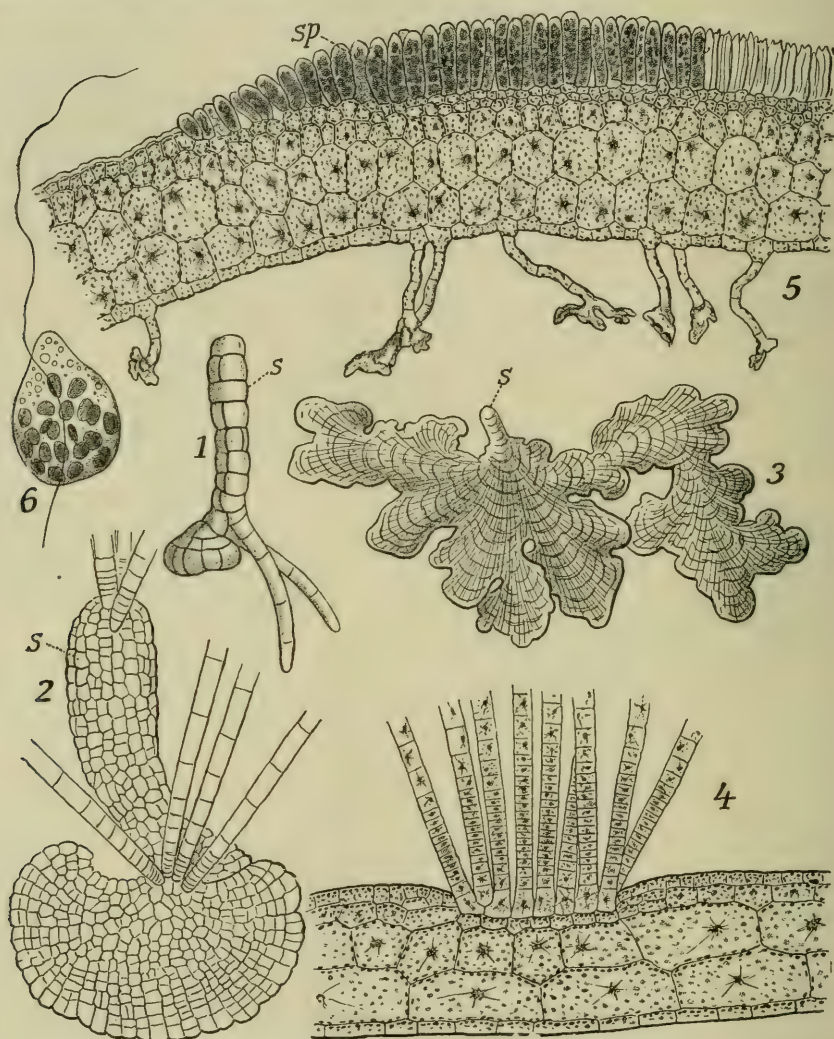


Fig. 55. *Aglaozonia*. D'après Falkenberg, Kuckuck et Sauvageau (Oltmanns).

1 Embryon du stade *Aglaozonia* de *Cutleria multifida*. 2 Le même, de *Cutleria adspersa*. 3 Stade *Aglaozonia* de *C. multifida*, plus âgé. 4 Coupe dans une telle plantule, montrant une fossette ciliée. 5 Le même, avec des zoosporanges. 6 Zoospore. s Colonnnette. sp Sporangies.

Les relations saisonnières amènent aux mêmes conceptions. En effet, dans la Méditerranée, *Aglaozonia* se trouve en été, *Cutleria* en hiver. A Plymouth c'est l'inverse; *Aglaozonia* y existe l'hiver. Donc

Aglaozonia existe lorsque les conditions de milieu sont défavorables (Church 1898).

De même qu'*Aglaozonia parvula* ne serait donc que le sporophyte de *Cutleria multifida*, de même Falkenberg a pensé que *Aglaozonia chilosa* Falkenberg est le sporophyte de *Cutleria adspersa*. Ce *Cutleria* est un disque à moitié dressé, fixé sur un de ses côtés au substratum par une petite portion basilaire. Les organes sexuels sont portés sur des filaments ramifiés, pareils à des cheveux, et réunis par touffes. Quant à *Aglaozonia chilosa*, c'est une Algue coriace, rubanée, rarement bifurquée. De même que *Cutleria multifida* et *Aglaozonia parvula*, ces deux nouvelles formes vivent aussi, à Naples tout au moins, par les mêmes profondeurs: 20 à 40 mètres.

Et en effet de Janczewski (1883) a constaté à Antibes que les oosphères fécondées de *C. adspersa* germent en plantules falkenbergiennes caractérisées. Quant à la nature spécifique de ces plantules, elle est demeurée ignorée de de Janczewski; d'ailleurs, à cette époque, *Aglaozonia chilosa* n'avait pas été signalée à Antibes.

Mais Sauvageau (1899) a démontré que la forme alternante de *Cutleria adspersa* n'est pas *Aglaozonia chilosa*, mais *Aglaozonia melanoïdea*. Quant à *Aglaozonia chilosa*, „das chi-lo-sa gilt noch heute für dieselbe, wir kennen die zugehörige *Cutleria* nicht“ (Oltmanns 1904, p. 404).

Il en est de même pour l'*Aglaozonia canariensis* décrit en 1905 par Sauvageau.

La forme *Cutleria* aurait-elle définitivement disparu, par un phénomène analogue à celui qui, d'après Brand (1909), se serait réalisé pour les *Chantransia* marines?

Ainsi donc la théorie de l'alternance des générations chez les Cutlériacées est basée essentiellement sur ce fait que, des zygotes formés sur les *Cutleria* viennent des plantes pareilles aux *Aglaozonia*, et sur cet autre fait, ultérieurement constaté, que des zoospores produites par les *Aglaozonia* naissent des individus pareils à des *Cutleria*. Ces plantules destinées à devenir des *Cutleria*, Sauvageau (1899) les appelle formes Thuret ou formes thuréliennes.

Une note préliminaire de Yamanouchi (1909), basée sur l'étude de *Cutleria multifida* et *Aglaozonia parvula* (reptans), fournit des preuves cytologiques de cette théorie. Les mitoses végétatives de *Cutleria multifida* et celles qui donnent naissance aux gamètes ♂ et ♀ montrent uniformément 24 chromosomes. L'œuf possède donc 48 chromosomes. Il ne s'effectue pas de réduction au moment de la germination du zygote, et par suite la plantule qui en naît est sporophytique.

Les mitoses végétatives de *Aglaozonia parvula*, de leur côté, montrent 48 chromosomes, et, dans les tétrasporanges, il s'effectue deux divisions méiotiques précédées d'un synapsis typique, la première

s'effectuant sur 24 gemeni, et étant hétérotypique. Puisque donc la sporogénèse de *Aglaozonia parvula* est accompagnée de phénomènes réductionnels, il doit exister dans le cycle de cette Algue une phase sexuée d'où est issue la génération 2x; et le nombre des chromosomes, ainsi que d'autres détails histologiques, présente des analogies si étroites avec *Cutleria multifida* qu'on est amené à penser que c'est justement cette forme qui constitue le gamétophyte. On ne peut guère douter de la véracité de l'hypothèse de Yamanouchi. A vrai dire il serait bon de donner de cette alternance une preuve directe, pareille à celle que Hoyt a fournie chez *Dictyota*; mais, même à défaut de cette constatation expérimentale, les probabilités forment un faisceau déjà très convaincant. Il est infiniment probable que le couple *Cutleria adspersa* — *Aglaozonia melanoidea* a une signification pareille.

Mais, ici aussi, — et plus encore que dans le cas des Floridées ou des Dictyotacées, — des phénomènes viennent embrouiller le cycle et rendre son apparence confuse, tellement confuse que l'on a pu, à la suite de l'étude de ces complications, se refuser à croire à la réalité de l'alternance.

La forme *Cutleria multifida* diminue en importance vers le Nord. Elle est très rare à Helgoland, où au contraire *Aglaozonia* est très fréquente. A Helgoland, Wollny avait récolté *Cutleria multifida* en 1887. Depuis, jamais elle n'y a été retrouvée, ni par Reinke, ni par Kuckuck.

De même *C. multifida* semble manquer totalement à Berwick, en Ecosse (Batters 1889), et en Norvège (Kjellman 1883).

La forme sexuée d'*A. chilosa* n'existe pas non plus dans la Méditerranée, „ou bien elle est représentée par une de ces espèces exotiques, *C. pacifica*, *C. compressa*, qui sont encore très incomplètement étudiées“ (Sauvageau 1899, p. 354).

Mais dès lors comment se fait le développement?

1^o Kuckuck (1900 II) a essayé de s'en rendre compte, à Helgoland. Des spores de *Aglaozonia tenera*, mises à germer en aquarium, ont donné en partie des *Cutleria*. Mais à côté de ces *Cutleria* se sont formées des plantules d'*Aglaozonia*. Donc dans certaines conditions des zoospores d'*Aglaozonia* peuvent redonner directement des *Aglaozonia*.

Sauvageau (1908 II) fait sur *Aglaozonia melanoidea* des observations analogues, à Banyuls-sur-Mer. En Avril 1908, il annonce avoir obtenu des milliers de germinations de zoospores d'*Aglaozonia melanoidea*. „En très grande majorité, elles donnèrent des *Cutleria*, et, dans la proportion de 1 % environ, des *Aglaozonia*“ (p. 697). Toutes ces plantules étaient parfaitement normales. Les disques d'*Aglaozonia*

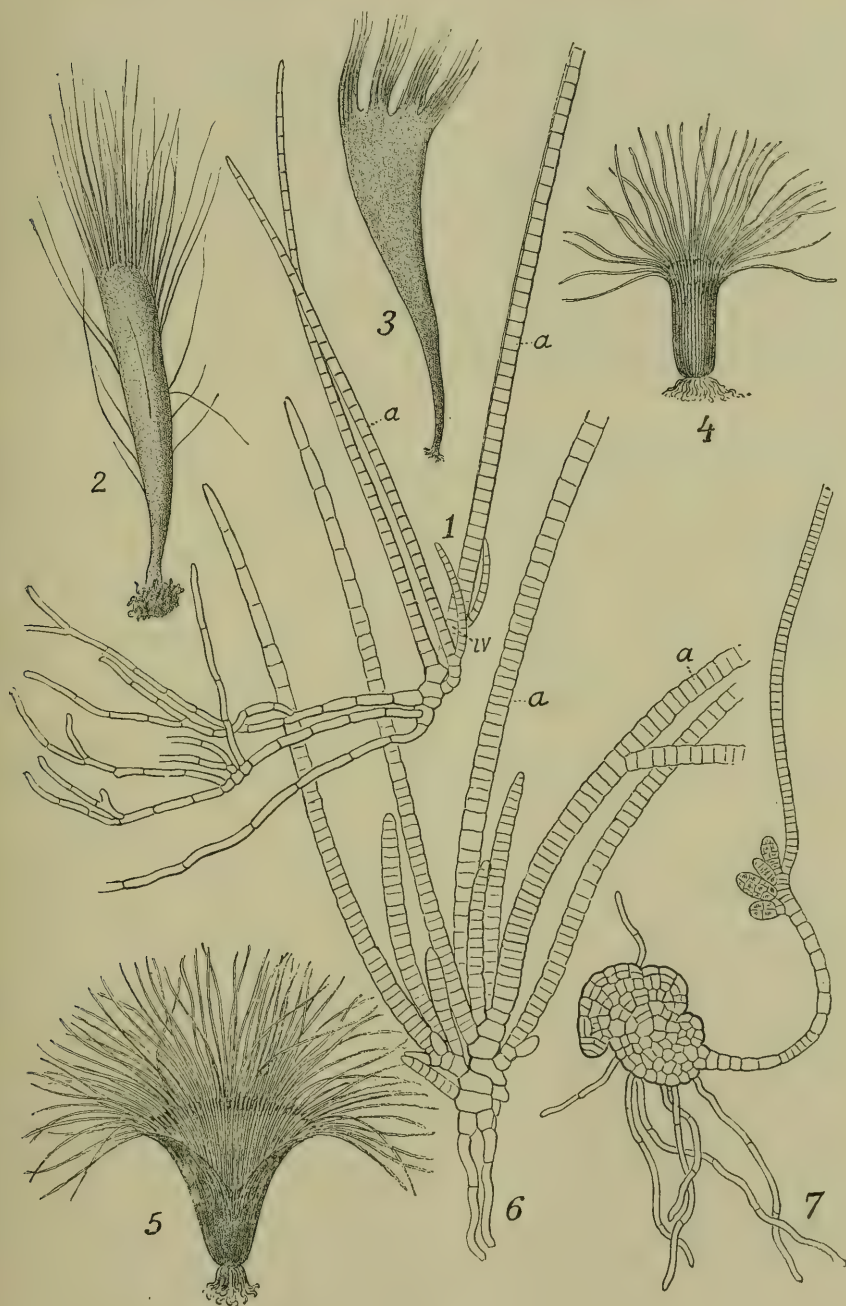


Fig. 56.

Fig. 56. *Cutleria*. Développement. D'après Kuckuck et Sauvageau (Oltmanns).

1—3 Stades jeunes de *Cutleria multifida* (Kuckuck). 1 La zoospore (née sur un *Aglaozonium*) engendre un filament qui évolue de deux manières différentes: sa base devient un rhizoïde ramifié; — sa partie supérieure devient un filament dressé et assimilateur, *a*, qui forme une zone basale méristématique *iv*, qui engendre hypoméristématiquement des rameaux latéraux *a'*, susceptibles de se ramifier de la même manière. 2 Par accroissement des diverses parties de l'ensemble et soudure des parties hypoméristématiques, il se forme un organe en forme, de cône renversé, le „support“ de Sauvageau, que couronnent des filaments libres. 3 Ce cône s'élargit, et il s'y produit à partir de la base des fentes dirigées dans le sens de la hauteur. 4—6 Stades jeunes de *Cutleria adspersa* (Sauvageau). 6 correspond à 1. 4 correspond à 2, avec cette différence que, chez *C. adspersa*, le „support“ prend par écartement des bords la forme d'un entonnoir, 5 Une ou plusieurs fissures longitudinales fendent cet entonnoir, et ainsi naissent des surfaces triangulaires, qui se fixent secondairement à leur base par des rhizoïdes. Ensuite le support régresse, et ainsi est obtenu cet aspect labié caractéristique des exemplaires adultes (Fig. 243, 2). 7 *Cutleria multifida* Kuckuck). Disque „*Aglaozonium*“, avec des zoosporanges.

ainsi formés atteignaient 1 mm de diamètre. La présence des *Aglaozonium*, dit Sauvageau, n'est attribuable qu'à la nature intime de la zoospore; „je suis même persuadé, sans pouvoir en donner une démonstration directe, que les zoospores d'un même sporange donnent, les unes un *Cutleria*, les autres un *Aglaozonium*“ (p. 697—698). „Les zoospores d'*Aglaozonium melanoidea* provenant d'un même sporange, semées en même temps, et soumises aux mêmes conditions, donnent, par leur germination, les unes des plantes sexuées (*Cutleria*), les autres de nouvelles plantes asexuées (*Aglaozonium*)“ (p. 698).

2^o Mais, de même que des *Aglaozonium* peuvent directement se reproduire sous la forme *Aglaozonium*, de même les *Cutleria* sont capables d'engendrer des *Cutleria* sans intervention du segment *Aglaozonium*.

Ainsi *C. adspersa* vit en abondance dans toute la Méditerranée, tandis que son *Aglaozonium*, *A. melanoidea*, n'y a été trouvé que très récemment par Sauvageau (1907 III), d'une part à Banyuls, et d'autre part dans les produits de dragages effectués à Naples.

Dès 1850, Thuret observe à Saint-Vast, où les ♂ sont d'ailleurs très rares, la parthénogénèse constante de *Cutleria multifida* et de *C. adspersa*; les frères Crouan firent à Brest en 1855 les mêmes observations sur *Cutleria multifida*, et Derbès et Solier (1856) sur *Cutleria multifida* et *adspersa* dans la Méditerranée; mais ces dernières observations sont cependant plus douteuses. Cette parthénogénèse d'ailleurs semble tout au moins plus rare dans la Méditerranée, car Reinke (1878) et Falkenberg (1879) à Naples, de Janczewski (1883) à Antibes ont observé que la fécondation est chez *Cutleria multifida* toujours nécessaire au développement des oosphères.

Cependant ces faits de parthénogénèse furent étudiés de manière plus précise. Church (1898) vit que, à Plymouth, où on trouve 2 ou 3 ♂ seulement pour des quantités énormes de femelles, celles-ci sont,

en culture, parthénogénétiques. Et Sauvageau (1899) a fait les mêmes observations sur *Cutleria adspersa*, à Guéthary, sur le golfe de Gascogne, quoique dans cette station „les plantes mâles soient de deux à quatre fois plus nombreuses que les plantes femelles“ (p. 342). Sauvageau a ainsi constaté que, par parthénogénèse, *Cutleria adspersa* engendre la forme Falkenberg, jamais la forme Thuret. Or, dans la nature, Sauvageau trouve autant de germinations thuréliennes que de germinations falkenbergiennes. D'où proviennent donc ces formes Thuret?

Remarquons que ce ne peut être que des oosphères de *C. adspersa*. Car Sauvageau a toujours vu l'*A. melanoidea* stérile. S'il fructifie à Guéthary, „ce ne peut être qu'en hiver“ (p. 313). De plus, on rencontre de ces germinations „en Mai, et au commencement de Juin, sur des parties du *Cutleria* qui n'étaient sûrement pas développées à l'époque où l'*Aglaozonina* doit mûrir des zoospores“ (p. 313). N'ayant jamais pu observer des fécondations d'oosphères à Guéthary, Sauvageau en est réduit à des hypothèses sur l'origine de ces formes Thuret. „Ou bien ces germinations proviennent uniformément d'oosphères parthénogénétiques, ou bien, si l'on s'appuie sur le fait que les auteurs ont toujours obtenu une seule sorte de germination dans leurs cultures d'oosphères, et que d'autre part les oosphères parthénogénétiques m'ont toujours donné en culture des germinations falkenbergiennes, on-dira que les germinations falkenbergiennes de Guéthary proviennent d'oosphères parthénogénétiques, et que les germinations thuréliennes proviennent du développement d'oosphères fécondées. Cette seconde hypothèse a contre elle que, jusqu'à présent, les auteurs n'ont pas obtenu de jeunes *Cutleria* dans leurs cultures d'oosphères fécondées, et que les seules germinations thuréliennes provenant de *Cutleria* connues jusqu'ici sont dûes à des oosphères parthénogénétiques; mais, d'autre part, on admettra difficilement qu'un aussi grand nombre d'anthéridies restent sans emploi, d'autant plus que sur les *C. multifida* de Plymouth (où les individus mâles sont exceptionnels), j'ai trouvé seulement des germinations épyphytes de la forme falkenbergienne“ (p. 355). Malheureusement pour cette hypothèse, Sauvageau (1908 III) a constaté que, à Banyuls, les oosphères parthénogénétiques de *C. adspersa* peuvent engendrer directement de nouveaux *Cutleria*. Dans ses cultures il a rencontré en effet ça et là, au milieu des formes falkenbergiennes, „quelques germinations thuréliennes, leur proportion ne dépassant certainement pas un sur cinq cents“ (p. 699). Et les conditions de développement étaient parfaitement normales, car „toutes les plantules falkenbergiennes qui n'étaient pas trop serrées les unes contre les autres sont aussi belles et aussi régulières que celles que j'ai rencontrées dans la nature“ (p. 699).

Quelques mois plus tard (Juillet 1908), Sauvageau (1908 V) confirme ces premiers résultats. Et même, dans ces nouvelles cultures, „certaines lamelles présentaient plus de *Cutleria* que d'*Aglaozonina* et inversement; en somme, la proportion des *Aglaozonina* était seulement un peu plus élevée que celle des *Cutleria*“ (p. 166).

Mais il est bon de constater que les *Cutleria* ainsi obtenus étaient faibles et sans beaucoup de vitalité. „Les *Aglaozonina* étaient encore en bon état en Juin et beaucoup de disques mesuraient plusieurs millimètres, mais presque tous les *Cutleria* étaient morts ou presque morts; ils étaient très petits, peu distincts à l'œil nu“ (p. 166). Quoi qu'il en soit, Sauvageau tire légitimement de ces diverses séries d'expériences la conclusion suivante: „La germination des zoospores, aussi bien que des oosphères, donne, dans une même culture, des plantes asexuées ou sexuées, celles-ci indifféremment ♂ ou ♀“ (p. 167).

Ces anomalies fréquentes et considérables me paraissent prouver indubitablement qu'il existe de nombreuses irrégularités, au point de vue cytologique, dans le mode de reproduction de *Cutleria* et de *Aglaozonina*. Et ces anomalies pourraient trouver une explication satisfaisante dans l'hypothèse suivante:

Les oosphères fécondées de *Cutleria* germent en plantules falkenbergiennes. Au contraire, les oosphères parthénogénétiques engendrent des plantules thuréliennes. Mais il se fait parfois une parthénogénèse diploïde, — peut-être par migrations nucléaires au début de la différenciation de la jeune plantule, pareilles à celles que Farmer, Moore et Digby ont étudiées chez les Fougères; — et, cette pseudogamie remplaçant la fécondation, les plantules, dont les noyaux possèdent désormais 2x chromosomes, se développent en formes falkenbergiennes. Au moment de la différenciation des zoospores, ce sont des anomalies inverses qui s'introduiraient: dans certains zoosporanges, les divisions allotypiques ne se réaliseraient pas; les zoospores ainsi formées auront 2x chromosomes, et par suite les plantules auxquelles elles donnent naissance seront falkenbergiennes (apogamie diploïde). Les autres se formeraient avec réduction chromatique, suivant les processus normaux, et conséquemment germent en formes thuréliennes.

Ces hypothèses, qui ne font pas intervenir de phénomènes autres que ceux dont on connaît déjà des exemples dans divers groupes de Végétaux, me paraissent satisfaisantes. Mais il ne faut pas oublier que ce sont de pures vues de l'esprit, qui auraient besoin d'être étayées par des données concrètes.

Une deuxième complication du cycle tient à l'existence de certaines formes spéciales mal connues et mal rattachées à l'ensemble du cycle évolutif.

1^o Kuckuck (1894) a vu, à Helgoland, sur des pierres draguées mises en culture, des plantes filamenteuses formant des oogonies de *Cutleria*, et il fit de cette forme la variété *confervoïdes* de *C. multifida*. Il l'obtient aussi par germination des zoospores de *A. parvula*. Church, à Plymouth, retrouva cette même forme, qu'il dénomma forme protonématoïde de *C. multifida*.

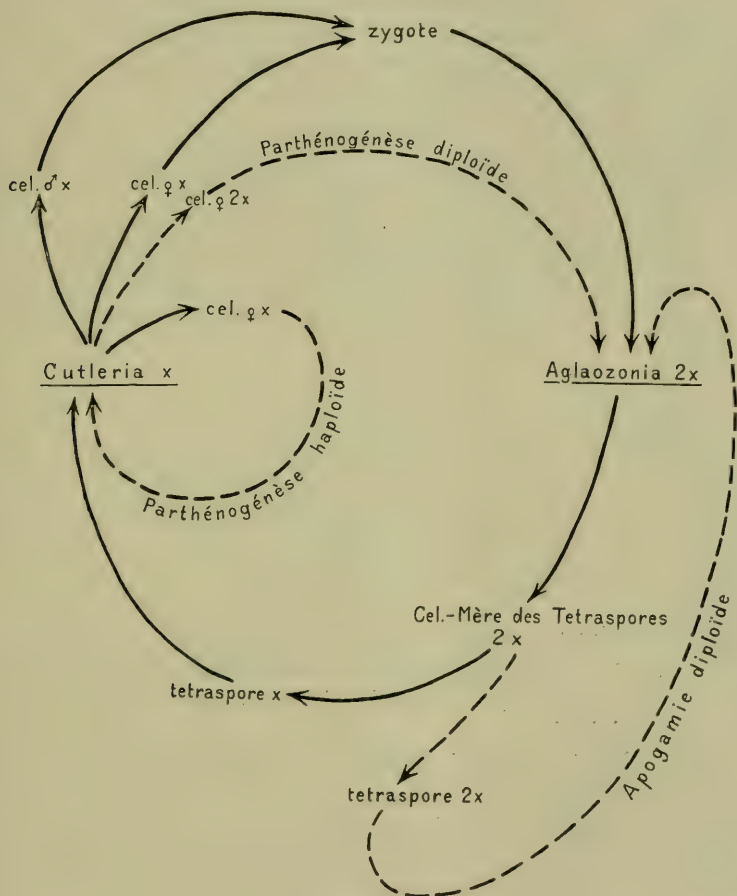


Fig. 57.

Enfin Sauvageau (1907) a vu naître, de spores de *A. melanoidea*, des plantules monosiphonées confervoïdes à fructifications de *Cutleria*, analogues aux formes observées à l'état libre par Kuckuck et Church. Ce sont ces plantes qu'il a réunies sous la dénomination de forme Kuckuck (p. 140). La descendance de cette forme est inconnue. Quelle est sa signification ?

„Je suis naturellement incapable, pour le moment, de préciser l'importance de la forme Kuckuck dans le cycle de développement, puisque j'ignore le résultat de la germination de ses oosphères. Peut-être nous expliquera-t-elle les bizarres contradictions constatées jusqu'à maintenant dans l'alternance des générations des Cutlériacées; peut-être représente-t-elle, à elle seule, la génération sexuée dans les régions froides; peut-être fait-elle habituellement partie du cycle d'alternance dans les peuples plus chauds? etc. Telle que je l'ai vue, elle paraît incapable de donner une forme thurétienne par soudure; mais peut-être en produit-elle une par la germination de ses œufs“ (Sauvageau 1907, p. 140—141).

2° Mais il reste entendu que ces formes Kuckuck sont des formes normales, et non pas des formes tératologiques, comme les formes churchiennes (Sauvageau 1899, p. 281), que Church (1898) a obtenues par germination des zoospores de *A. parvula*, à Plymouth, et qui sont constituées par des filaments confervoides qui forment plus tard à leur base une lame d'*Aglaozonia*, et sont au fond par suite des êtres doubles, *Aglaozonia* à la base, et *Cutleria forma confervoides* au sommet.

On voit quelles complications nombreuses et diverses obscurcissent actuellement le cycle des Cutlériacées. Il est à souhaiter que ces questions difficiles soient bientôt étudiées avec l'ampleur qu'elles comportent; nul doute que ces études ne fournissent à qui voudra les entreprendre, en complétant les observations biologiques et les résultats expérimentaux par les indispensables recherches cytologiques, une magnifique moisson de résultats.

Chez certaines Algues vertes, on connaît des phénomènes d'alternance de deux formes plus ou moins dimorphes qui font songer à des phénomènes d'alternance de gamétophyte et de sporophyte pareils à ceux des Cutlériacées.

Ainsi, d'après Borzi (1888), il existerait deux générations alternantes dimorphes chez *Mischococcus confervicola*. La plante est un arbuscule ramifié dont les cellules terminales donnent chacune naissance à une zoospore. Celles-ci en général se fixent isolément et reproduisent la forme mère. Mais, d'après Borzi, elles pourraient dans quelques cas copuler, et du zygote naîtrait une forme palmelloïde très différente de la précédente, dont les cellules finiraient par engendrer elles aussi des zoospores qui, sans copuler jamais, reproduiraient la forme initiale.

Il est bon d'observer que Oltmanns (1904) pense que Borzi a dû, dans ses cultures, mélanger deux organismes.

Des observations plus certaines sont dues à Meyer (1909). A Moscou, cet auteur trouve, au pied d'un amas de *Trentepohlia*

umbrina, une deuxième forme, qu'il appelle *Trentepohlia pseudouncinata*. Celle-ci forme des sporanges recourbés en forme de crocs, et l'auteur admet que, de même que *Tr. bisporangiata* Kar. par exemple, *Tr. umbrina* peut développer deux sortes de sporanges, les uns en forme de sphères, les autres en forme de crocs. *Tr. pseudouncinata* ne serait donc qu'une forme sans autre importance de *Tr. umbrina*.

Cependant, d'après les observations de Meyer, les sporanges sphériques de *Tr. umbrina* forment 32 spores à 2 cils qui copulent; ce sont des gamètes. Au contraire, les sporanges en croc de *Tr. pseudouncinata* ne différencient que 26 spores à 4 cils, qui se développent sans copuler; ce sont des zoospores. Cette répartition régulière des organes sexués et asexués sur deux sortes d'individus est extrêmement suggestive, et rappelle tellement ce qui se passe chez les Dictyotacées et les Cutlériacées qu'on ne peut que désirer une étude précise et décisive de ces apparences.

III. x est très réduite et parasite de $2x$.

Supposons qu'une plante dont la diplophase est bien développée ne possède pas le pouvoir de former des corps de reproduction asexuée, des spores, qu'en un mot, elle ne se reproduise que par gamètes. La seule phase critique de sa vie où pourra s'effectuer la réduction du nombre des chromosomes est la gamétogenèse. Ce cas est réalisé chez les Phanérogames — en considérant les phénomènes en gros — et aussi chez les Animaux.

Parmi les Algues, on trouve cette modalité dans les Fucacées et les Diatomées benthiques, et, de manière plus douteuse, chez les Volvocacées. Chez elles, le gamétophyte est réduit à quelques cellules; on passe presque directement de la spore au gamète.

a) *Fucacées*.

Strasburger (1897) et Farmer et Williams (1896 et 1898) avaient montré que, chez le *Fucus*, les mitoses de l'oogone présentent seulement la moitié du nombre des chromosomes des mitoses végétales. Mais ces données étaient encore quelque peu imprécises. L'objet

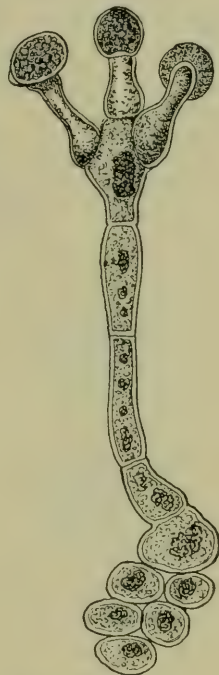


Fig. 58.
Trentepohlia umbrina.
D'après Gobi
(Oltmanns).
Filament portant des
sporangies. (Dénommés
antérieurement
Chroolepus uncinatus.)

est particulièrement difficile à étudier, et Strasburger en particulier n'avait vu qu'une seule mitose hétérotypique, et encore manquait-elle de netteté. Aussi Lotsy (1907) était encore sceptique, et, vu l'étrangeté du moment où s'effectuait cette prétendue réduction chromatique, tendait à croire à des erreurs d'observation.

C'est encore à Yamanouchi (1909) que revient le mérite d'avoir tranché la question par un travail d'une précision admirable. Le noyau de l'oogone jeune traverse un stade remarquablement clair de synapsis, durant lequel les filaments chromatiques se fixent sur un des côtés de la membrane nucléaire. En face de ce point, mais en dehors du noyau, se développe une accumulation de kinoplasme, d'où se différencie un aster avec centrosome, de sorte que, durant la contraction synaptique, le noyau montre une polarité accentuée. Du synapsis émergent 32 disques de chromatine dont chacun se différencie en un geminus. Ceux-ci se répandent dans toute la cavité nucléaire (diacinèse). Sur ces entrefaites, le deuxième aster apparaît; il se forme indépendamment du premier, et est *ab origine* situé au pôle opposé. Les 32 gemini se dissocient en leurs deux constituants; par suite, à chaque pôle émigrent 32 chromosomes, nombre haploïde, le nombre diploïde étant 64. Il ne s'effectue pas, à ce qu'il semble, de division précoce des chromosomes préparant la division homéotypique, comme c'est généralement le cas. La première division anthéridienne, jusqu'ici non décrite, est évidemment aussi réductionnelle. La première division du syncaryon s'effectue sur 64 chromosomes.

C'est à des résultats analogues que Nienburg (1911) est conduit chez *Cystoseira barbata*. Le noyau de l'oogone éprouve un synapsis typique, après lequel apparaissent 18—20 gemini, dissociés par une mitose hétérotypique.

Très remarquable est, chez les Fucacées, la morphologie et l'évolution du gamétophyte femelle. Dans toutes les Fucacées étudiées (sauf *Sargassum Filipendula* Simons 1906), il s'effectue dans l'oogone trois séries de cinèses, la première étant, on l'a vu, hétérotypique; et ainsi il se forme 8 noyaux contenus dans une même masse plasmique. Leur destinée varie beaucoup suivant les formes:

1^o Chez *Fucus ceramoides* et *platycarpus* (Oltmanns 1889), chacun de ces noyaux s'isole avec du protoplasme en un œuf. Donc 8 oosphères par oogone.

Il en est de même chez *Fucus lularius*, d'après Sauvageau (1908). Sur le vivant, cet auteur a vu en effet 1 oogone à contenu divisé en 8. Mais on sait que, en général, les oogones avortent dans cette forme, à reproduction sans doute uniquement végétative.

2^o Chez *Ascophyllum nodosum* (Oltmanns 1889), il se forme quatre œufs seulement. Les quatre autres noyaux dégénèrent.

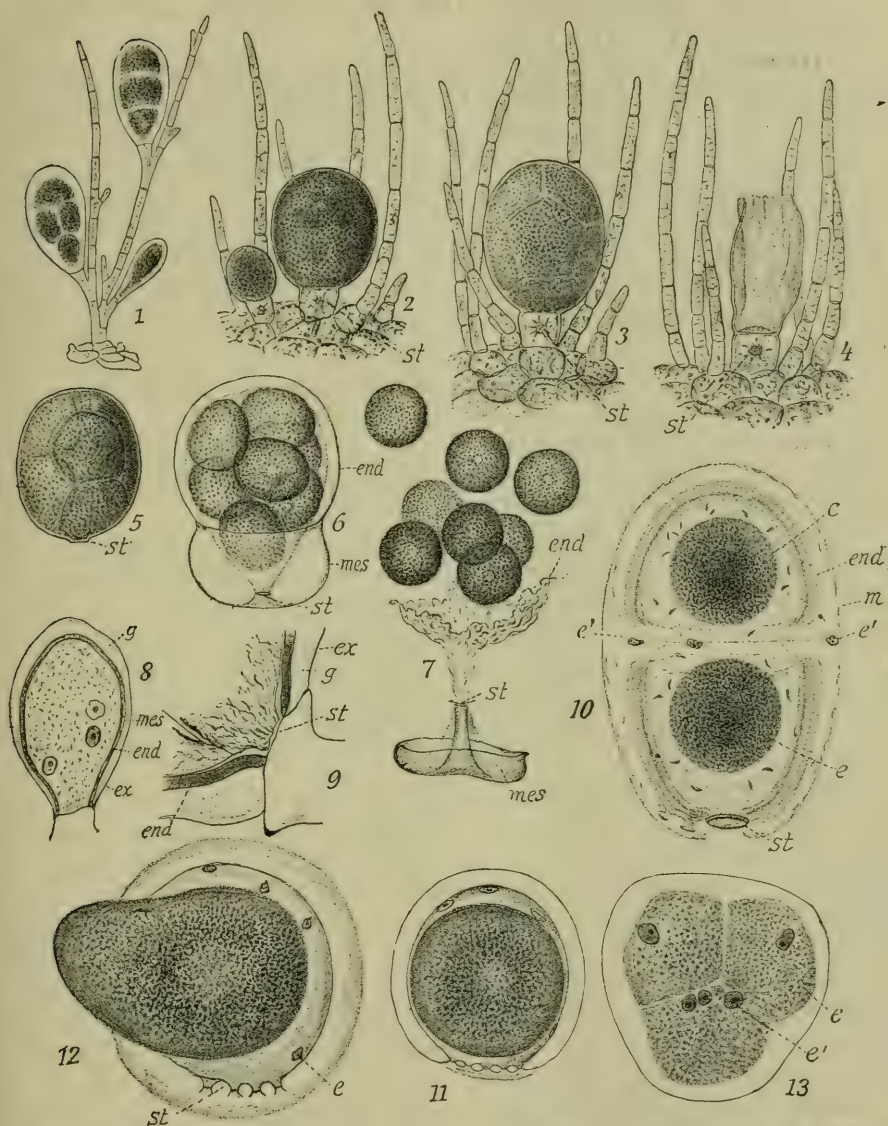


Fig. 59. Oogones de diverses Fncacées. D'après Thuret, Oltmanns, Murray, Farmer (Oltmanns).

1 Rameau à oogones de *Sarcophycus*. 2-9 Oogones de *Fucus*. 2, 3 Stadès précoces. 4 Pédoncule surmonté de l'exochiton vide. 5 Oogone isolé. 6, 7 Mise en liberté des œufs. 8 Coupe longitudinale dans un oogone. 9 Coupe longitudinale dans la base d'un oogone. *st* Pédoncule. *ex* Exochiton. *mes* Mesochiton. *end* Endochiton. *g* Enveloppe muqueuse. 10 Oogone de *Pelvetia*. *m* Mesochiton. 11-12 Oogones de *Himanthalia*, en train d'expulser l'œuf. 13 Oogone de *Ascophyllum*.
e Œufs. *e'* Œufs avortés.

3° Chez *Pelvetia*, il ne se fait plus que deux œufs (*Pelvetia canaliculata*, [Oltmanns 1889]).

De même Gardner (1910) observe chez *Pelvetia fastigiata* forma *limitata* Setchell, des côtes de Californie, qu'il dénomme *Pelvetiopsis limitata* Gardner nov. genus nov. spec., la naissance de deux oosphères par oogone. De même encore chez *Pelvetia fastigiata* Decne. et *Pelvetia canicularis*, dans lesquelles il se fait dans chaque oogone deux oosphères de même taille: chez *P. fastigiata* par une cloison perpendiculaire au petit diamètre de l'oogone (rarement oblique), et chez *P. canaliculata* par une cloison parallèle à ce petit diamètre. Ces 6 noyaux résiduels se rassemblent vers le centre de l'oogone et dégénèrent.

4° Enfin, dans d'autres formes, un seul noyau demeure fonctionnel. Les autres sont éliminés par des procédés variés.

Chez *Himanthalia lorea* (Oltmanns), les noyaux non utilisés sont rejetés, sans plasma ou seulement avec des traces de protoplasme.

De même chez *Halidrys siliquosa* (Oltmanns).

De même, chez divers *Cystoseira* (*C. canariensis*, *C. foeniculacea*, *C. myriophylloides*), d'après Sauvageau (1911); *Cystoseira barbata* (Nienburg 1911); *Cystoseira osmundacea* (Menz.) Ag., d'après Gardner (1910), les 7 noyaux résiduels sont rejetés à la périphérie, entre l'oosphère et l'endochiton, dans un liquide incolore, accompagnés de traces de plasma seulement, ou peut-être même entièrement nus. Ces noyaux demeurent intacts, d'après Sauvageau, pendant 2 à 3 jours.

Chez *Sargassum linifolium*, Nienburg (1911) a vu que les oogones font saillie hors du conceptacle, et sont retenues à son orifice par une enveloppe formée de cellules parenchymateuses que les spermatozoïdes traversent pour opérer la fécondation. Dans l'oogone se forment encore 8 noyaux, mais 7 d'entre eux dégénèrent avec une faible quantité de protoplasme, sur un des côtés de l'oogone (voir Fig. 60).

Gardner (1910), dans un très intéressant travail, a signalé des phénomènes analogues dans des *Fucus* des côtes de Californie, dont par suite le comportement est, à ce point de vue, différent de celui des *Fucus* étudiés par Oltmanns.

Ainsi, chez *Fucus evanescens* forma *typicus* Kjellm., et chez *Fucus Harveyanus* Decne., il se forme 8 noyaux dans l'oogone, comme d'ordinaire. Mais un seul, qui se place au centre de l'oogone, devient l'oosphère. Les sept autres se rassemblent à la base de l'oogone et gardent de faibles dimensions. L'oogone alors se divise en deux cellules, l'une, l'oosphère, à un seul noyau, l'autre, abortive, à 7 noyaux.

Ces deux cellules sont émises dans l'eau de mer par éclatement de la paroi de l'oogone. La cellule annexe très vraisemblablement dégénère et n'est pas fécondée. A cause de ce comportement très

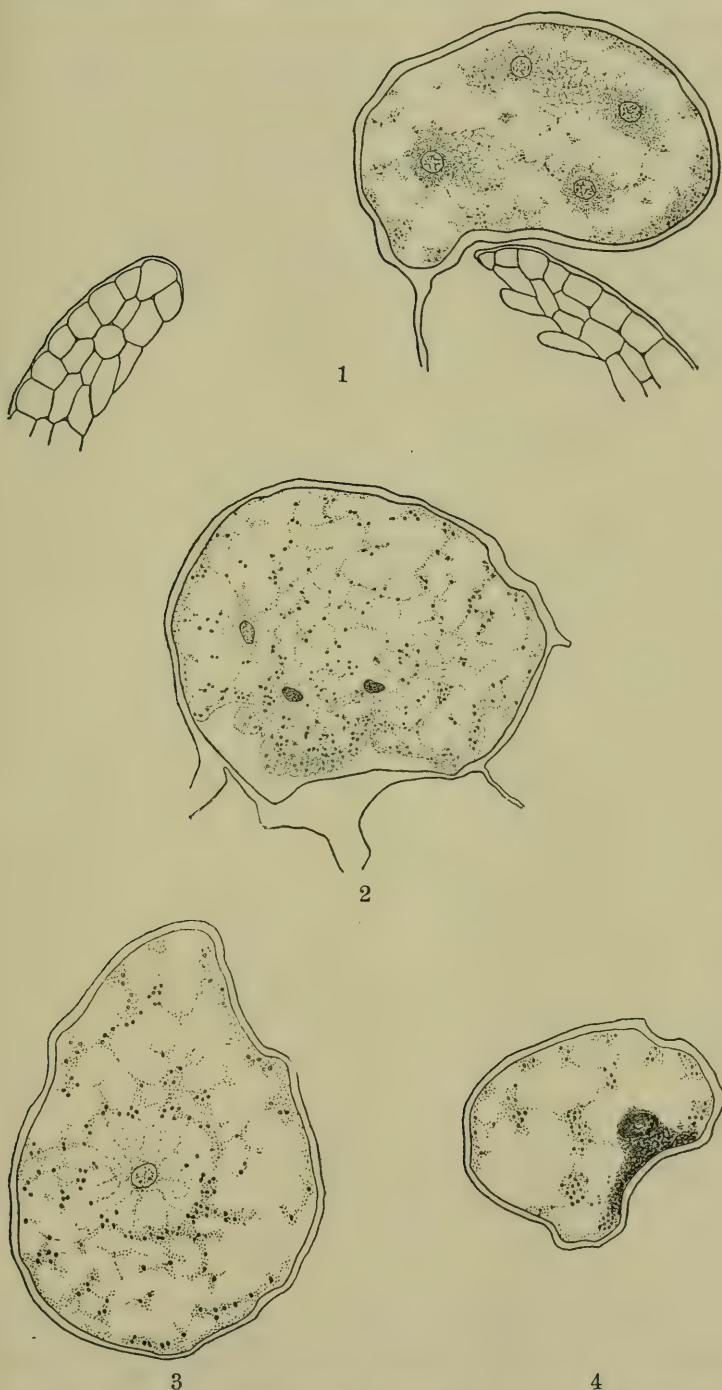


Fig. 60. *Sargassum linifolium*. D'après Nienburg (1910). Gamétophyte femellé.
 1 Oogone, avant l'ouverture du conceptacle. Des 8 noyaux, 4 sont visibles sur la coupe ($\times 150$). 2 Oogone expulsé, montrant des noyaux en voie de dégénérescence ($\times 150$). 3 Coupe dans un œuf mûr, passant par le syncaryon ($\times 150$). 4 Coupe dans le même œuf, montrant le plasma rejeté, avec un noyau dégénéscent ($\times 150$).

particulier, Setchell et Gardner font de ces deux formes la nouvelle espèce *Hesperophycus Harveyanus* (Decne.) Setchell et Gardner comb. nov., nov. gen., nov. spec.

Ces processus rappellent ceux que Nienburg (1911) a observés chez *Sargassum linifolium*. Ici aussi les noyaux superflus et une partie importante du plasma sont expulsés, mais il n'y a jamais formation d'une membrane séparant la cellule résiduelle de l'oosphère.

On a donc une série *Hesperophycus* → *Sargassum* → *Cystoseira* et *Himanthalia*, dans laquelle la réduction du nombre des œufs se fait par un procédé sans cesse plus économique.

Ces noyaux abortifs sont d'ailleurs de même valeur que le noyau demeuré fonctionnel, et exactement comparables à des globules polaires. On connaît d'assez nombreux exemples de polocytes fécondés. Or voici que Sauvageau (1911) a observé chez *Cystoseira myriophylloïdes*, une seule fois il est vrai, un spermatozoïde venant copuler avec un noyau résiduel qui nageait dans le liquide situé entre l'oosphère et l'endochiton. D'autre part, dans ces noyaux abortifs, Sauvageau a observé souvent 1, 2 ou 3 granulations réfringentes (nucléoles?), le reste de la vésicule nucléaire étant homogène (*C. foeniculacea*) ou montrant un corps central plus clair, arrondi, de 2,5 à 3 μ de diamètre (*C. canariensis*, *C. myriophylloïdes*). „Peut-être la présence de deux granulations réfringentes dans un noyau expulsé indique-t-elle une fusion antérieure, et celle de 3 granulations deux fusions“ (p. 471).

La seule exception jusqu'ici signalée à cette loi que le noyau de l'oogone se divise en 8 l'a été par Miss Simons (1906) chez *Sargassum Filipendula*. Une cellule de la paroi du conceptacle, caractérisée par sa plus grande taille, se divise en deux: une cellule inférieure, dite cellule pédonculaire, qui demeure stérile, et une cellule supérieure qui devient l'oogone, grossit énormément et se charge de substances de réserve, mais qui demeure uninucléée. Une seule fois, Miss Simons a pu constater la présence de 2 œufs dans un même oocyste. Il me semble vraisemblable qu'ici il existe un cas de parthénogénèse diploïde.

Comme les Fucacées paraissent se comporter au point de vue de l'alternance des générations les *Diatomées benthiques*. On connaît depuis longtemps dans ces Algues des formes de repos dénommées auxospores; mais ce ne sont que des études assez récentes qui ont précisé le mode de formation de ces auxospores et dégagé leur signification.

Les procédés de formation des auxospores sont assez variables, et montrent en une série magnifique et ininterrompue les diverses étapes d'une sexualité rétrograde. Avec Karsten (1899), je distinguerai 4 types de formation des auxospores:

Type I: Deux auxospores se forment aux dépens d'une seule cellule-mère.

Type II: Deux auxospores se forment par double copulation de quatre gamètes nés par deux dans deux cellules-mères.

Type III: Deux cellules-mères se fusionnent en une auxospore.

Type IV: Une cellule-mère donne une auxospore.

Le type le mieux connu est le 2^{ème}. Le premier travail qui a approfondi les phénomènes nucléaires y relatifs est celui de Klebahn (1896) sur *Rhopalodia gibba*. Puis vinrent les mémoires de Karsten (1896, 1897 I, 1897 II, 1898, 1899, 1900), auxquels nous devons la majorité de nos connaissances.

Soit comme type *Brebissonia Boeckii*, étudié en détail par Karsten (1899). Dans chacune des deux cellules-mères existe un noyau pariétal auquel sont accolés deux centrosomes. Le noyau, réniforme, possède deux ou trois nucléoles. Les deux cellules-mères s'accolent, et l'une d'elles, se détachant de son pédoncule, se fixe sur l'autre. Cette cellule mobile, Hauptfleisch (1895) l'appelle cellule ♂; mais cette mobilité est le seul caractère que l'on puisse invoquer en faveur de cette dénomination, les phénomènes ultérieurs étant exactement pareils pour les deux cellules-mères. Les noyaux des deux cellules perdent bientôt leur aspect finement granuleux. Il y apparaît des trainées filamenteuses, d'abord irrégulières et peu distinctes. Un des deux centrosomes se rapproche du noyau, et la taille des nucléoles diminue. Puis, et tandis que les deux cellules se fixent entre elles et au support par une sécrétion muqueuse, le filament nucléaire se différencie de plus en plus nettement, et finalement chaque noyau possède un filament formé de nodules et de grains chromatiques placés bout à bout. Les deux centrosomes de chaque cellule sont nets, et celui qui s'est rapproché du noyau grossit beaucoup et s'accole à la membrane nucléaire. Le 2^e centrosome ne change pas de place. Les nucléoles se rapetissent sans cesse, et le noyau devient sphérique. Celui des centrosomes qui est venu se placer au contact de la membrane nucléaire se transforme en un organe allongé, plus ou moins cylindrique; cet organe est l'ébauche de fuseau central (Centralspindelanlage). Il perce la paroi du noyau et passe à son intérieur. Le filament nucléaire régularise son épaisseur; puis les chromosomes apparaissent, et s'ordonnent autour du fuseau central en une plaque métaphasique située dans le plan valvaire de la cellule. Il existe là 8 chromosomes, qui se divisent longitudinalement. En même temps le chromatophore et le pyrénioïde se divisent, et ensuite les deux cellules-filles ainsi nées dans chaque cellule-mère s'écartent l'une de l'autre.

Puis les deux noyaux-fils se redivisent, mais en engendrant des figures très spéciales. Karsten a observé une très longue double

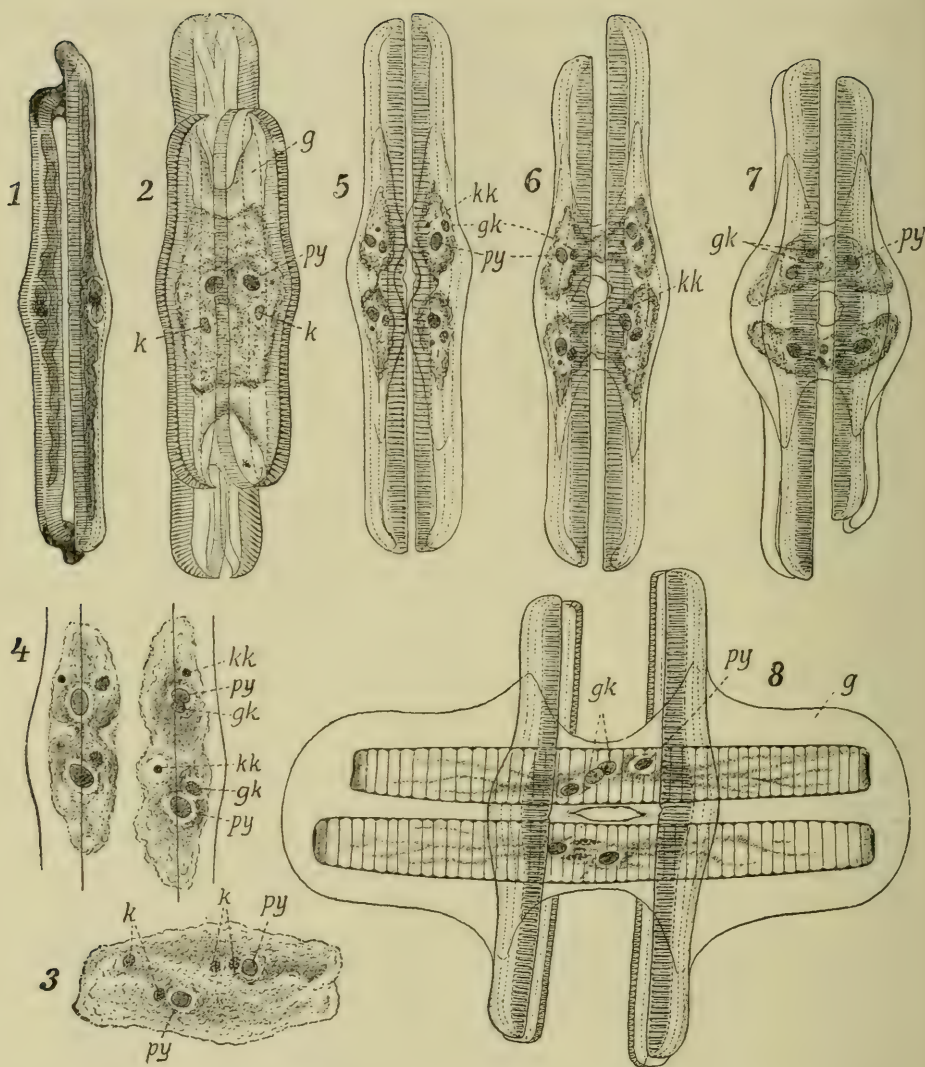


Fig. 61. Copulation chez *Rhopalodia*. D'après Klebahn (Oltmanns).
 k noyau. kk noyau-nain. gk noyau géant. py pyrénocyste. g enveloppe muqueuse.
 A cause du manque de place, la figure 3, qui correspond à la figure 2, a subi une rotation de 90°. 1 Accolement de deux Diatomées par leur face concave. 2 Les carapaces des deux Diatomées s'ouvrent, et le plasma de chacune d'elles se contracte fortement. 3 Dans chacune de ces deux masses plasmodiques, le noyau subit deux mitoses consécutives; d'où naissance de quatre noyaux, d'abord de tailles équivalentes. 4 De ces quatre noyaux, deux se réduisent et deviennent des noyaux-nains, les deux autres grossissent et deviennent des noyaux-géants, suivant les termes créés par Klebahn. 5 Chacune des deux masses plasmodiques s'étrangle en son milieu, en deux cellules-filles dont chacune renferme un noyau-nain et un noyau-géant. 6 Ces cellules-filles, qui sont les gamètes, copulent deux à deux, d'une Diatomée à l'autre. 7 Les deux noyaux-géants se rapprochent, et 8 copulent, tandis que les noyaux-nains disparaissent plus ou moins tôt. Les deux zygotes ainsi formés par cette double copulation deviennent les auxospores, en s'allongeant perpendiculairement à la longueur des deux Diatomées initiales.

rangée de bâtonnets pareils à des chromosomes, extraordinairement courts, séparés par une bande médiane assez large. Or les chromosomes s'écarteraient dans le sens de la longueur de cette figure, et ainsi naîtraient quatre noyaux. Les valves de chaque cellule-mère alors s'écartent, et les deux cellules-filles font hernie dans l'entrebâillement.

Puis, dans chacune de ces cellules-filles, ainsi binucléées, un noyau croît, devient finement granuleux et pareil à celui que possédait la cellule-mère quiescente; c'est le Großkern de Klebahn. L'autre devient progressivement très petit, homogène et sans structure figurée; c'est le Kleinkern de Klebahn. Et il semble finir par se dissoudre dans le protoplasme. Le mode de reformation des centrosomes n'a pas été élucidé. Les cellules-filles alors deviennent sphériques et copulent deux à deux. Les deux zygotes sont les auxospores.

Des phénomènes semblables s'effectuent dans la majorité des *Navicula*, des *Cymbellea*, des *Nitzschia*. Toujours il se forme, par cellule-mère, deux gamètes, chacun possédant un noyau normal et un noyau nain.

Chez *Navicula constricta* (Karsten 1896), on observe une très intéressante déviation du processus précédent. Deux cellules s'accolent encore et leur noyau se divise; mais il ne s'effectue pas de division consécutive du corps cellulaire. Chaque cellule se transforme directement en une auxospore, et les deux noyaux qu'elle renferme se fusionnent. Parfois cependant la cellule se divise consécutivement au noyau, et, dans ce cas, 4 auxospores prennent naissance aux dépens des 4 cellules-filles. Se produit-il dans ce cas, au moins quelquefois, une copulation deux à deux? Ce serait à rechercher. On saisit donc sur le vif, dans cette Diatomée, le passage de la sexualité normale à des phénomènes aberrants.

Au début de ses recherches, Karsten (1896, 1897 I) se refusait à voir dans les deux divisions consécutives subies par le noyau de chaque cellule chez *Brevissonia Boeckii*, *Rhopalodia gibba*, *Achnanthes*, *Nitzschia*, etc., des divisions méiotiques, contrairement à l'opinion de Strasburger (1897). Mais il a changé ensuite d'opinion: „Obgleich auch jetzt noch der Beweis keineswegs unanfechtbar geliefert werden konnte, so glaube ich doch Strasburger's Anschauung unbedenklich hierin folgen zu können. Vor allem die unmittelbare Aufeinanderfolge der beiden Teilungen so verschiedener Form sprechen sehr dafür, wie auch der Umstand, daß aus der zweiten Teilung die Sexualkerne direkt hervorgehen“ (Karsten 1899 p. 175). C'est là également l'opinion de Klebahn (1902).

Le type III, dans lequel deux cellules-mères se fusionnent en une auxospore, est actuellement bien connu au point de vue cyto-logique. Il a été d'abord observé par Lüders (1862) chez *Surirella*

calcarata, et bien étudié par Karsten (1900) sur *Surirella saxonica* Auersw. (Fig. 62). Deux Diatomées s'unissent. Dans chacune, le noyau, pourvu de nombreux nucléoles de dimensions très variables, subit divers déplacements, et après plusieurs modifications de structure il y apparaît des prochromosomes très nets. Puis il se divise, et cette première division est immédiatement suivie par une deuxième. Ainsi naissent dans chacune des deux Diatomées accouplées quatre noyaux. Mais, de ces 4 noyaux, deux (un de chacune des deux divisions de

deuxième série) grossissent, et les deux autres dégèrent. Puis, de ces deux noyaux qui s'étaient mis à grossir, un l'emporte aussi; d'où 3 noyaux-nains (Kleinkerne). Alors les deux Diatomées se fusionnent, avec caryogamie des deux seuls noyaux demeurés normaux, et les six noyaux-nains disparaissent.

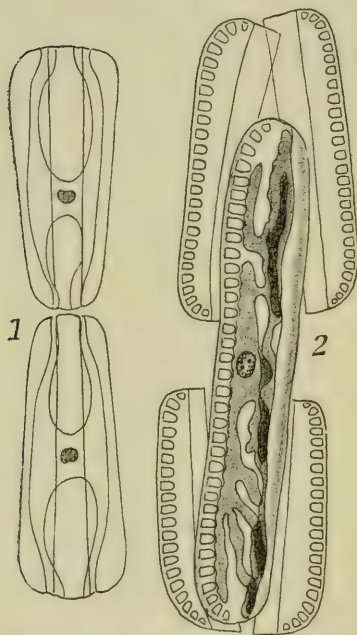


Fig. 62. *Surirella Saxonia*. D'après Karten (Oltmanns).

1 Deux cellules se sont, en vue de la copulation, rapprochées par le côté étroit. 2 L'auxospore.

Le type I, où deux auxospores se forment dans une même cellule-mère, est essentiellement représenté par *Rhabdonema arcuatum*, où ces apparences, décelées par W. Smith (1856) et Lüders (1865), ont fait l'objet d'une étude approfondie de Karsten (1898). Une cellule âgée se divise en deux masses plasmiques, uninucléées, dont chacune devient une auxospore.

Le type II est d'ailleurs relié au type I par une série d'intermédiaires. Ainsi, chez *Synedra affinis*, (Karsten 1897 I), une cellule se divise en deux cellules-filles dont chacune devient une auxospore (Fig. 63). Mais le noyau de

chacune de ces cellules-filles se divise, et les deux noyaux-fils copulent. Strasburger (1897) interprète cela par ce fait „daß der mit halber Chromosomenzahl versehene Auxosporenkern wieder auf die den vegetativen Zuständen zukommende doppelte Chromosomenzahl gebracht wird“ (p. 411). On a donc là un phénomène d'autogamie typique.

Chez *Achnanthes subsessilis* (Lüders 1865 — Karsten 1897 I), la cellule-mère se divise encore, et il ne se fait pas de deuxième division des noyaux des cellules-filles. Mais celles-ci copulent, et leurs deux noyaux aussi. Par suite ici encore une caryogamie (paedogamie du 1^{er} degré) intervient au cours de la formation des auxospores.

Chez *Rhabdonema adriaticum* (Karsten 1899), le noyau de la cellule-mère se divise (Fig. 64). Des deux noyaux-fils, l'un grossit énormément, l'autre est rejeté hors du protoplasme. Karsten le compare aux noyaux qui sont expulsés de l'oogone de certaines Fucacées.

Rhabdonema adriaticum fait ainsi le passage du type I au type IV, dans lequel une cellule se transforme directement en une auxospore. Et ce type IV est extrêmement important, car c'est le plus répandu

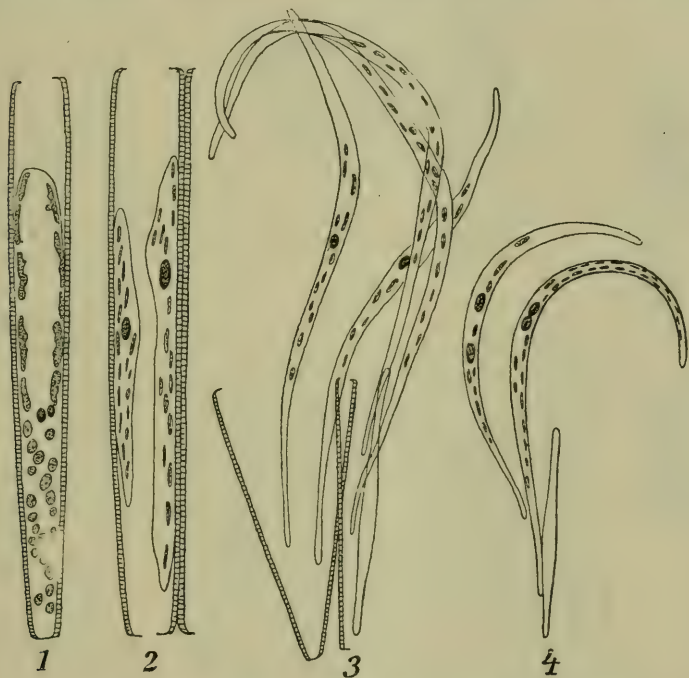


Fig. 63. *Synedra affinis*. D'après Karsten (Oltmanns).

Divers stades de la formation des auxospores. 1 La Diatomée se divise en long. 2 Fin de cette division. 3 Chacune de ces moitiés s'allonge et donne directement une auxospore. 4 Dans certains cas exceptionnels, Karsten a vu le noyau de ces auxospores se diviser en deux, qui plus tard copulent entre eux.

de tous les types de formation des auxospores, „da alle Planktonformen ihnen zu folgen scheinen“ (Karsten 1899 p. 182).

Ce type existe par exemple chez *Nitzschia paradoxa*. Les phénomènes intimes en sont inconnus, mais Karsten (1899) les croit tout à fait semblables à ceux qui s'effectuent chez *Rhabdonema*. En effet, des deux chromatophores que contient la cellule, l'un disparaît et l'autre se divise. Karsten conclut de là que, selon toute vraisemblance, il s'ébauche deux cellules-filles, dont une seule achève sa transformation en auxospore.

Mêmes phénomènes chez *Nitzschia palea* (Miquel 1892), *Melosira varians* (Pfitzer 1871), *Melosira Borreri*, *M. nummuloïdes* (Karsten 1897 II). Dans ces deux dernières Algues, le noyau situé primitive-

ment au centre de la cellule émigre à sa périphérie, et subit „eine ganz außerordentlich rückgebildete Teilung“.

Dans d'autres cas encore, on n'a pas pu déceler de mitose du noyau de la cellule sur le point de se transformer en auxospore.

Par exemple, chez *Corethron Valdiviae* Karsten, une cellule donne une auxospore par le très simple procédé suivant: le plasma sort des valves d'une Diatomée adulte et reforme de nouvelles valves. „Die Auxosporenbildung geht hier nach also auf voll-

kommen ungeschlechtliche Weise vor sich“ (Karsten 1905 p. 103) (pl. XII, fig. 10 a et 10 b).

Je n'ai cité ci-dessus, à propos de chacun des types de formation des auxospores, que les espèces de Diatomées qui en sont en quelque sorte les prototypes. Mais de bien plus nombreuses Diatomées encore ont été étudiées à ce point de vue. Karsten, en 1899, en a donné une liste déjà longue

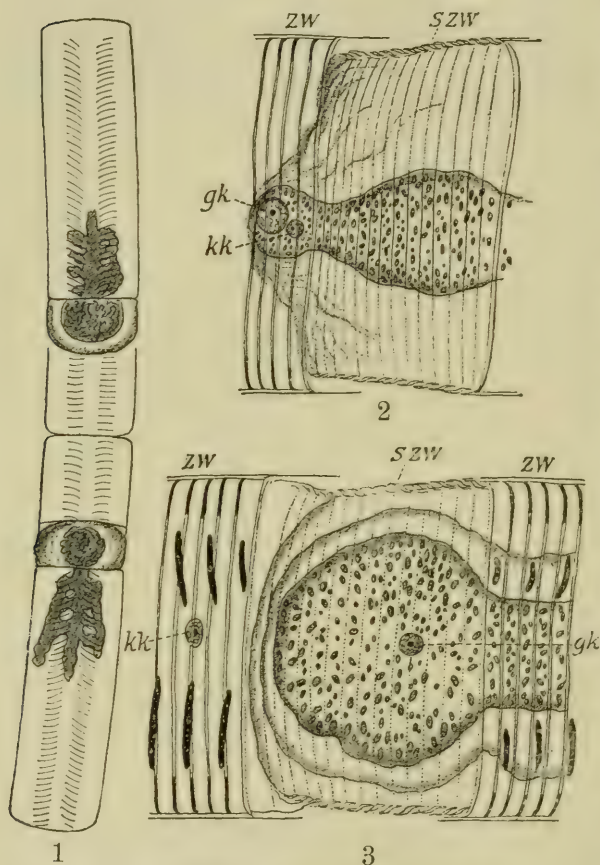


Fig. 64. *Rhabdonema adriaticum*. D'après Karsten (Oltmanns).

1 Les deux cellules issues de la division d'une Diatomée ne se fusionnent pas. Chacune s'allonge considérablement et devient directement une auxospore. 2 Durant ce temps le noyau de chacune de ces deux cellules se divise une fois. Des deux noyaux-fils, l'un devient un noyau-géant *gk*, l'autre un noyau-nain *kk* est expulsé. 3 Le noyau-nain *kk* est expulsé. *zw* rubans intermédiaires. *szw* rubans intermédiaires secondaires, corrélatifs de l'augmentation de longueur de la cellule.

chacun des types de formation des auxospores, que les espèces de Diatomées qui en sont en quelque sorte les prototypes. Mais de bien plus nombreuses Diatomées encore ont été étudiées à ce point de vue. Karsten, en 1899, en a donné une liste déjà longue

(p. 184—185). On la trouvera complétée dans la mise au point de Klebahn (1912).

Mais dès lors l'interprétation du cycle évolutif des Diatomées, considérées dans leur ensemble, se heurte à des difficultés considérables. En effet, dans les Diatomées benthiques, nous venons de voir que la réduction chromatique s'effectue très certainement au cours de la différenciation des gamètes qui, en copulant, engendreront les auxospores, ce qui permet d'établir le schéma suivant:

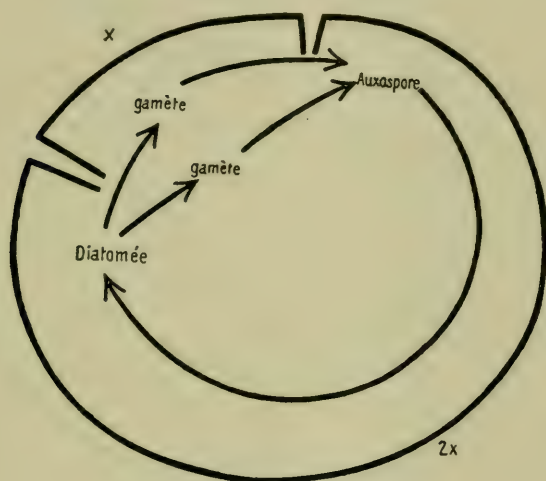


Fig. 65 A.

Ce schéma paraît bien indiscutable, car le contenu de l'auxospore ne se divise pas au moment de la germination, mais celle-ci s'effectue directement, chaque auxospore engendrant une Diatomée.

Donc les Diatomées benthiques sont $2x$, et sont, au point de vue de l'alternance des générations, très comparables aux Fucacées.

Mais, en étudiant les Diatomées planktoniques, nous avons assisté à une marche fort différente des processus évolutifs. En effet celles-ci forment leurs auxospores asexuellement (*Corethron Valdiviae*, *Nitzschia*, etc.); mais elles possèdent en outre un procédé reproducteur qui fait totalement défaut aux Diatomées benthiques, la reproduction par microspores. Nous avons vu que Karsten et Schiller avaient été amenés à cette conclusion que ces microspores sont des gamètes. Or les zygotes engendrés par la copulation de ces gamètes germent exactement comme les zygotes des Desmidiées: le plasma de chaque zygote forme deux masses individualisées dans chacune desquelles passent deux noyaux, ces quatre noyaux se formant par deux séries

de mitoses aux dépens du syncaryon. Et, de ces deux noyaux contenus dans chaque germe, un dégénère, et l'autre évolue normalement.

Ici il y aurait donc réduction du nombre des chromosomes au moment de la germination du zygote. D'où le schéma suivant:

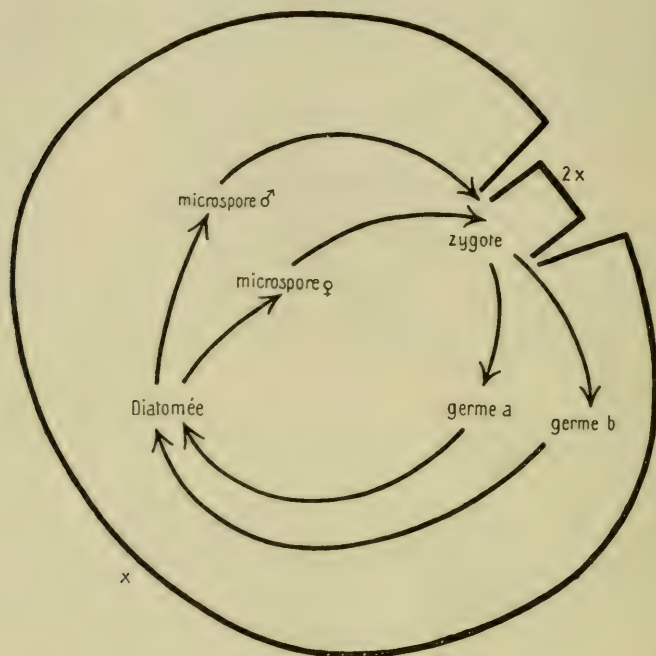


Fig. 65 B.

Par suite les „Diatomées“ planktoniques appartiennent à la génération x , et ceci les met en opposition absolue avec les Diatomées benthiques.

Et c'est un problème encore à résoudre que de concilier ces deux faits opposés. „Demgegenüber ist es wahrscheinlich gemacht, daß die zentrischen Planktonformen vielleicht mit der Ausbildung von Mikrosporen gleichzeitig ihre Sexualorgane entwickeln“ (Karsten 1907 p. 277).

Il est donc indubitable que les Fucacées et les Diatomées benthiques appartiennent durant le plus grand laps de temps de leur existence à la génération $2x$. Mais, en dehors de ces deux groupes d'Algues, il existe un certain nombre d'Algues qui vraisemblablement appartiennent, au point de vue qui nous occupe, à la même catégorie sans que cependant une preuve définitive en ait été apportée.

C'est le cas par exemple des plus différenciées parmi les *Volvocacées*, et l'argument principal pour considérer ces formes comme représentant le tronçon $2x$ est le fait qu'une seule zoospore sort, en général, du zygote en voie de germination.

Ainsi, d'après Pringsheim (1869), le plus souvent une seule zoospore (rarement 2 ou 3) sort du zygote des *Pandorina*. De même le zygote de *Volvox aureus* fournit une seule plantule (Kirchner 1879). Et une autre présomption en faveur de la manière de voir ici proposée est l'existence, dans ces formes supérieures des Volvocacées, d'œufs et de spermatozoïdes bien différenciés. Or des gamètes aussi évolués paraissent, dans l'état actuel de nos connaissances, toujours appartenir à la génération x .

Si donc il est vraisemblable que les Volvocacées supérieures ont une phase $2x$ très développée, il n'en faudrait pas cependant généraliser outre mesure, car les formes inférieures des Volvocacées semblent devoir être rattachées au point de vue de l'alternance des générations aux autres Algues vertes, où la génération $2x$ est réduite à une seule cellule. *Stephanosphaera*, par exemple, voit son zygote se diviser en 16 cellules. Quant à *Eudorina*, il n'est pas connu à ce sujet.

D'une manière plus générale, toutes les Algues où le zygote germe sans se diviser et qui ne forment que des gamètes peuvent préalablement être versées dans le même groupe que les Fucacées et Diatomées benthiques. La raison en découle des généralités exposées tout au début de cet article. C'est le cas de *Dasycladus* (Berthold 1880), et sans doute aussi de *Acetabularia*, car une réduction au moment de la formation des kystes serait bien étrange; — et sans doute encore, par extension, de *Neomeris*, *Bornetella* et *Botryophora*, à cause des analogies de ces Algues et des précédentes (Oltmanns 1904, p. 286). Chez les Codiacées, Berthold (1888) a vu de même que le zygote ne se divise pas, et ici encore pas de reproduction asexuée.

Ici encore doit se placer le genre *Ulva*, quelque peu mieux connu depuis le mémoire de Schiller (1907).

Chez *Ulva Lactuca* (L.) Le Jol., de chaque zygote sort une seule plantule, de même que chez *Ulva rigida*, d'après Reinke (1878). Ce comportement paraît d'ailleurs général chez les Ulvacées, car Chodat (1894) l'observe chez *Monostroma bullosum*.

Algues paraissant ne pas présenter d'alternance dégénération.

Enfin il est un assez grand nombre d'Algues chez lesquelles on ne peut pas déceler d'alternance de générations, pour la raison majeure que toute trace de sexualité y est inconnue, et que par suite toute caryogamie paraît exclue du cycle évolutif de ces

organismes. Ces Algues appartiennent aux groupes les plus divers; ce n'est que chez les Algues rouges que l'on ne connaît pas de formes sans sexualité.

Ainsi, chez *Caulerpa*, il n'existe ni gamètes ni zoospores; seule la reproduction végétative y est connue (Reinke 1900 p. 69—72). Il n'existe pas non plus de sexualité chez les Chrysomonadines (*Chromulinaceae*, *Hymenomonadaceae*, *Ochromonadaceae*), ni chez les *Scenedes-maceae*, ni chez les *Botrydiaceae*. D'après Iwanoff (1898), les „zoospores“ de *Botrydium* pourraient copuler. Mais Oltmanns considère la chose comme excessivement peu certaine (1904 p. 27).

Les observations sur la sexualité des Confervacées sont contradictoires, et ne permettent pas de conclusions précises. Stickney (1909) ne trouve pas trace de sexualité chez *Spondylomorom quaternarium* Ehrenberg. Ernst (1908) ne constate chez *Pitophora sumatrana* que la formation d'akinètes, jamais d'organes sexuels.

Il est très probable, certain même, que, pour une partie tout au moins de ces Algues, cette apparente inexistence des phénomènes de sexualité ne tient qu'à une lacune de nos connaissances. C'est ainsi qu'on ne connaît de *Halopteris scoparia* qu'un seul exemplaire sexué (Sauvageau 1907 I), qui fut rejeté à la côte, au fond du golfe de Gascogne, en Décembre 1903. Des hasards heureux viendront sans doute, sur nombre de points, combler ces lacunes de nos connaissances.

Mais cette absence de sexualité est peut-être réelle dans certaines formes, et ici on doit se demander si l'Algue que nous observons est x ou $2x$; — en d'autres termes, si l'absence de sexualité chez cette Algue est primitive ou secondaire, si la sexualité n'y a jamais apparu ou si, au contraire, elle a secondairement régressé. Les réponses à cette question sont évidemment toujours douteuses, et on ne peut guère parvenir à quelques chances de certitude qu'en comparant ces Algues sans sexualité aux formes les plus voisines, pourvues, elles, de gamètes et de sexualité. La comparaison, lorsqu'elle est possible, des appareils végétatifs peut alors permettre des hypothèses vraisemblables.

Conclusions.

Tel est l'état actuel de nos connaissances sur les générations alternantes des Algues. Mieux encore peut-être que l'étude de l'appareil végétatif, pourtant si divers, l'étude de l'alternance des phases haploïde et diploïde nous montre combien les Algues sont un groupe disparate. Du cas limite où la phase $2x$ est réduite au point d'être imperceptible jusqu'au cas opposé où, comme chez les Plantes supérieures et les Animaux, elle est infiniment plus étendue que la

génération x, nous avons trouvé maints intermédiaires. Et ce n'est pas le moindre intérêt, ce me semble, du groupe des Algues, que de nous offrir ainsi des formes arrêtées à divers stades de l'évolution des générations, et jalonnant des voies probablement parallèles à celle que, sans doute, phylogénétiquement, ont parcouru les formes les plus évoluées de la nature actuelle.

Mais nous avons vu aussi combien peu les cadres de la classification des Algues, telle que les ouvrages classiques l'exposent actuellement, concordent avec ceux du groupement que l'on pourrait être tenté d'établir en s'appuyant justement sur ces faits d'alternance. Non seulement ce deuxième critère nous forcerait à démembler, chose peu surprenante, des ensembles composites tels que le groupe des Phéophycées, mais il nous amènerait à disloquer des groupes en apparence infiniment plus solides et plus homogènes. Les Diatomées en sont un exemple typique. Comment rêver une opposition plus absolue que celle qui existe au point de vue de l'alternance des générations entre les Diatomées benthiques et les Diatomées planktoniques?

Evidemment il ne faudrait pas, aussi grande soit-elle, s'exagérer l'importance que peuvent avoir au point de vue systématique l'alternance des générations et les conclusions que son étude fournit; on ne saurait oublier qu'une classification, pour être utile, doit avant tout être pratique, et que, par suite, les caractères de l'appareil végétatif, par exemple, doivent toujours l'emporter à ce point de vue sur des faits aussi difficilement constatables que le sont souvent ceux qui nous ont occupés dans cet article. Mais il ne faut pas se dissimuler non plus que les classifications ont la prétention d'être naturelles et phylogénétiques; par suite, et ne serait-ce qu'en deuxième ligne, des faits de la nature de ceux que l'étude de l'alternance des phases x et 2x a mis en évidence doivent y trouver leur écho.

La classification des Algues ne pourrait que gagner à être remaniée dans ce sens. Et puisque sans cesse on répète que les Algues sont un chaos, un vaste groupe de débarras dans lequel se débrouiller est chose presque impossible, pourquoi ne pas tenter d'ordonner ce désordre en suivant le fil conducteur que l'alternance des générations nous propose?

Toulouse, Faculté des Sciences, Septembre 1912.

Post-Scriptum.

Pour des raisons personnelles, l'impression de cet article a été passablement retardée. Depuis l'achèvement du manuscrit, plusieurs

travaux ont paru, qui traitent plus ou moins spécialement de l'alternance des générations chez les Algues, les uns purement cytologiques, comme le mémoire de Yamanouchi sur les *Cutleria*, les autres expérimentaux, tels que celui de Lewis sur les Algues rouges.

Mais les résultats de ces recherches diverses concordent parfaitement avec les données et les idées exposées dans cette mise au point. Cette concordance me dispense de les examiner plus longuement, et je constaterai simplement que mainte théorie relative à l'alternance des générations chez les Algues est contrôlée par des faits sans cesse plus nombreux.

Villafranche-sur-Mer, le 1^{er} Août 1913.

Index Bibliographique.

- Allen, C. E.** — 1905 — Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. Ber. d. D. Botan. Gesell., 23, p. 285—292.
- De Bary, A.** — 1898 — Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig. 97 pp.
- De Bary, A. und Strasburger, E.** — 1877 — *Acetabularia mediterranea*. Bot. Zeitung, 35, p. 713.
- Batters, E. A.** — 1889 — A List of the Marine Algae of Berwick-on-Tweed. Berwickshire Naturalist's Club Transactions, 172 pp.
- Behrens, J.** — 1890. — Einige Beobachtungen über die Entwicklung des Oogons und der Oosphäre von Vaucheria. Ber. d. D. Bot. Gesell., 8, p. 314—318.
- Berghs, J.** — 1906 — Le noyau et la Cinèse chez le *Spirogyra*. La Cellule, 23, p. 53—86.
- Bergon, P.** — 1902 — Note sur un mode de sporulation observé chez le *Biddulphia mobiliensis* Bailey. Soc. Scient. d'Arcachon. Travaux des Laboratoires, 6, p. 127—136.
- , — 1903 — Nouvelles recherches sur un mode de sporulation observé chez le *Bidd. mobiliensis* Bailey. Idem 7, p. 163—176.
- , — 1907 — Biologie des Diatomées. Les processus de division, de rajeunissement de la cellule et de sporulation chez le *Biddulphia mobiliensis* Bailey. Bull. Soc. Bot. de France, 54, p. 327—355.
- Berthold, G.** — 1880 — I. Die geschlechtliche Fortpflanzung von *Dasycladus clavaeformis* Ag. Bot. Zeitung, 38.
- , — 1880 — II. Zur Kenntnis der Siphoneen und Bangiaceen. Mitteil. der zool. Stat. zu Neapel, 2, p. 73.
- , — 1881 — Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporen. Idem 2, p. 401—413.
- Börjesen, F.** — 1901/1908. [1902] — Marine Algae. Botany of the Faeröes. Copenhagen and Christiania, p. 339—532.
- Bornet, E. et Thuret, G.** — 1867 — Recherches sur la fécondation des Floridées. Ann. Sc. Nat. Botanique, V, 7, p. 137—166.
- , —, — 1876 — Notes algologiques. Fascicule I, p. 1—72, Paris.
- , —, — 1880 — Notes algologiques. Fascicule II, p. 72—196, Paris.

- Borzi, A.** — 1880 — Sullo sviluppo del *Mischococcus confervicola*. Malpighia, 2, p. 133.
- , — 1894 — Studi algologici. II, Palermo.
- Bower, F. O.** — 1889/1891 — On antithetic as distinct from homologous alternation of generations in plants. Ann. of Bot., 4, p. 347—370.
- , — 1908 — The origin of a Land Flora: a theory based upon the facts of Alternation. London, 717 p.
- Brand, F.** — 1897 — Über *Chantransia* und die einschlägigen Formen der bayrischen Hochebene. Hedwigia, 36, p. 300—319.
- , — 1909 — Über die Süßwasserformen von *Chantransia* (D. C.) Schmitz, einschließlich *Pseudochantransia* Brand. Hedwigia, 44, p. 107—118.
- Braun, A.** — 1875 — Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen, erläutert durch die Stellung dieser Familie im Stufengang des Gewächsreichs. Monatsb. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin, p. 241—377.
- Celakovsky, L.** — 1874 — Über die verschiedenen Formen und die Bedeutung des Generationswechsels der Pflanzen. Sitz. d. math.-naturw. Klasse d. k. böhm. Gesells. d. Wissensch., 6 Mars.
- , — 1877 — Über den dreifachen Generationswechsel der Pflanzen. Idem, p. 151—184.
- Celakovsky, L. J.** — 1903 — O původu pohlavnosti u rostlin. (Über den Ursprung der Sexualität bei den Pflanzen.) Rozprany Česke Ak. Frant. Jos., 12, Nr. 9, 14 pp. Compte-Rendu par Nèmec dans: Bot. Centralbl., 95, 1904, p. 37—39.
- Chamberlain, C. J.** — 1905 — I. Alternation of generations in animals from a botanical standpoint. Bot. Gazette, 39, p. 137—144.
- , — 1905 — II. Alternation of generations in animals. Science, 22, p. 208—211.
- , — 1905 — III. Compte-Rendu du mémoire de Allen: Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. Bot. Gazette, 40, p. 387—388.
- Chmielewski, V.** — 1892 — Matériaux pour servir à la morphologie et physiologie des procès sexuels chez les plantes inférieures. Charkow (en Russe). 80 pp. Compte-Rendu par Rothert dans: Bot. Centralbl. 50, 1892, p. 264—266. Résumé du mémoire dans: Famintzin. Übersicht der Leistungen auf dem Gebiete der Botanik in Rußland während des Jahres 1890. St. Petersburg, 1892, p. 16.
- Chodat, R.** — 1898 — Études de Biologie lacustre. *Coleochaete pulvinata*. Bull. de l'Herb. Boissier, 6, p. 457.
- , — 1910 — Études sur les Conjugées. — I. Sur la copulation d'une *Spirogyra*. Bull. Soc. Bot. de Genève, II, 2, p. 158—167.
- Church, A. H.** — 1898 — The polymorphy of *Cutleria multifida* Grev. Ann. of Bot., 12, p. 75—109.
- Cohn, F. und Wichura, A.** — 1857 — Über *Stephanosphaera phuvialis*. Nova acta der Kaiserl. Leop.-Carol. Deutschen Akad. der Naturforscher, 26, 1. Nachtrag.
- Coombe, J. N.** — 1899 — The reproduction of Diatoms. Journal of the R. Microsc. Soc. (19 Octobre 1898), p. 1—5.
- Coulter, J. M. and Chamberlain, C. J.** — 1903 — Morphology of Angiosperms. New-York, 348 pp.
- , — 1910 — Morphology of Gymnosperms, New-York.
- Crouan, P. L. et H. M.** — 1855 — Observations microscopiques sur l'organisation, la fructification et la dissémination de plusieurs genres d'Algues appartenant à la famille des Dictyotées. Bull. Soc. Bot. France, 2, p. 439—445 et 644—652.

- Dangeard, P. A.** — 1898 — Mémoire sur les Chlamydomonadinées, ou l'Histoire d'une Cellule. Le Botaniste, 6, p. 65—290.
- , — 1909 — Sur les phénomènes de fécondation chez le *Zygnema*. Comptes-Rendus de l'Acad. des Sciences, 148, p. 1406—1407.
- Davis, B. M.** — 1901 — The origin of Sex in Plants. Popular Science Monthly, 60, p. 66—75.
- , — 1903 — I. The evolution of Sex in Plants. Idem, 62, p. 300—309.
- , — 1903 — II. The origin of the Sporophyte. Amer. Natur., 37, p. 411—429.
- , — 1904 — I. Oögenesis in *Vaucheria*. Bot. Gazette, 38, p. 81—98.
- , — 1904 — II. Studies on the plant Cell. III. Highly Specialized Cells and their peculiarities. Amer. Natur., 38, p. 571—594.
- , — 1905 — I. The Sexual organs and Sporophyte generation of the *Rhodophyceae*. Bot. Gazette, 39, p. 64—66.
- , — 1905 — II. Studies on the plant cell. IV, Cell Unions and Nuclear Fusions in Plants. Am. Natur., 39, p. 217—268.
- , — 1905 — III. Idem. V, Cell activities at Critical Periods of Ontogeny in Plants. Idem 39, p. 449—499.
- , — 1909 — The origin of the Archegoniates. Idem, 43, p. 107—111.
- , — 1910 — Nuclear phenomena of Sexual reproduction in Algæ. Idem, 44, p. 513—532.
- Derbès, M. et Solier, A. J. J.** — 1856 — Mémoire sur quelques points de la physiologie des Algues. Suppléments aux Comptes-Rendus de l'Acad. des Sciences, 1, 120 pp.
- Dodel, A.** — 1876 — *Ulothrix zonata*. Ihre geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung. Jahrb. wiss. Bot., 10, p. 417—550.
- Drew, J. H.** — 1910 — The Reproduction and Early Development of *Laminaria digitata* and *L. sacharina*. Ann. of Bot., 24, p. 177—191.
- Falkenberg, P.** — 1879 — Die Befruchtung und der Generationswechsel von *Cutleria*. Mitt. der zool. Stat. Neapel, 1.
- Farmer, J. B.** — 1894 — Studies in Hepaticæ: on *Pallavicinia decipiens* Mitt. Ann. of Bot., 8, p. 35—52.
- Farmer, J. B. and Digby, L.** — 1907 — Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. of Bot., 21, p. 161—199.
- Farmer, J. B. and Williams, J. L.** — 1896 — On Fertilisation and the Segmentation of the Spore in *Fucus*. Ann. of Bot., 10, p. 479—487.
- , — 1898 — Contributions to our knowledge of the *Fucaceae*: their Life-History and Cytology. Philos. Transact. Série B, 190, p. 623—645.
- Fischer, A.** — 1883 — Über die Zellteilung der Closterien. Bot. Zeitung, 41.
- Foslie, M.** — 1905 — Die Lithothamnien des Adriatischen Meeres und Marokkos. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. Neue Folge, 7, Heft 1, p. 1—38.
- Francé, R.** — 1894 — Die Polytomeen, eine morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Studie. Jahrb. wiss. Bot., 26, p. 295.
- Gardner, N. L.** — 1910 — Variations in nuclear extension among the *Fucaceae*. Univ. of California Public. in Botany, IV, No. 6, p. 121—136.
- Gæbel, K.** — 1907 — Experimentell-morphologische Mitteilungen. Sitz-Ber. d. bayr. Akad. d. Wiss. zu München. Math.-phys. Klasse, 37, p. 119—138.
- Golenkin, M.** — 1899 — Algologische Mitteilungen. Über die Befruchtung bei *Sphaeroplea annulina* und über die Struktur der Zellkerne bei einigen grünen Algen. Bull. Soc. des Natur. de Moscou, 14, p. 343—361.
- Goroschankin J.** — 1890 — Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. I. *Chl. Braunii* (mihl). Idem, No. 3, 37 pp.
- , — 1891 — Idem. II. *Chl. Reinhardi* Dangeard und seine Verwandten. Idem, No. 1, p. 1—90

- Gran, H. H.** — 1902 — Das Plankton des Norwegischen Nordmeeres. Report on Norw. Fish. and marine Investig., II, No. 5, 222 pp. Bergen.
- , — 1904 — Die Diatomeen des arktischen Meeres. I. Die Diatomeen des Planktons. Fauna arctica. Jena, Band III, p. 509—554.
- Grégoire, V.** — 1905 — Les Résultats acquis sur les Cinèses de maturation dans les deux règnes. Premier mémoire. La Cellule, 22, p. 221—376.
- Guilliermond, A.** — 1910 — La Sexualité chez les Champignons. Bull. Scient. de la France et de la Belgique. VII, 44, p. 109—196.
- Haase, G.** — 1910 — Studien über *Euglena sanguinea*. Arch. für Protist., 20, p. 47—59.
- Hartmann, M.** — 1909 — Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Jena. 72 pp.
- Hassenkamp, A.** — 1902 — Über die Entwicklung der Cystocarpien bei einigen Florideen. Bot. Zeitung, 60, p. 65—86.
- Hauptfleisch, P.** — 1892 — Die Fruchtentwicklung der Gattungen *Chylocladia*, *Champia* und *Lomentaria*. Flora, 75, p. 307—367.
- , — 1895 — Die Auxosporenbildung von *Brebissonia Boeckii* Grunow. Die Ortsbewegung der Bacillariaceen. Mitt. des naturw. Vereins für Neu-Vorpommern und Rügen, 27, 30 pp.
- Heinricher, E.** — 1883 — Zur Kenntnis der Algengattung *Sphaeroplea*. Ber. d. D. Bot. Gesell., 1, p. 433—451.
- Hertwig, O.** — 1893 — Die Zelle und die Gewebe. Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie. Jena, II, 296 pp.
- Heydrich, F.** — 1907 — Über *Sphaeranthra lichenoides* (Ell. et Sol.) Heydr. mscr. Beih. z. Botan. Centrabl., II. Abteilung, 22, p. 222—230.
- , — 1909 — Carpogonium und Auxiliarzelle einiger *Melobesiae*. Ber. d. D. Bot. Gesell., 27, p. 79—84.
- Hofmeister, W.** — 1851 — Vergleichende Untersuchungen über die Keimung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und die Samenbildung der Coniferen. Leipzig. 187 pp.
- Hoyt, W.** — 1910 — Alternation of generations and sexuality in *Dictyota dichotoma*. Bot. Gazette, 50, p. 55—57.
- Huber, J.** — 1894 — Sur l'*Aphanochaete repens* A. Br. et sa reproduction sexuée. Bull. Soc. Bot. de France, 41, p. 94—103.
- Janczewski, Ed. de** — 1883 — Note sur la fécondation du *Cutleria adspersa* et les affinités des Cutlériées. Ann. Sc. Natur. Botanique, VI, 16, p. 210—226.
- Johnson, T.** — 1887 — The procarpium and fruit in *Gracilaria confervoides* Grev. Ann. of Bot., 1, p. 213—222.
- , — 1888 — *Sphaerococcus coronopifolius* Stackh. Idem, 2, p. 293—304.
- Juranyi, L.** — 1872 — Beiträge zur Morphologie der Oedogonien. Jahr. wiss. Bot., 9, p. 1—35.
- Karsten, G.** — 1896 — Untersuchungen über Diatomeen. I. Flora, p. 286—296.
- , — 1897 — I. Idem, II. Idem, p. 33—53.
- , — 1897 — II. Idem, III. Idem, p. 203—222.
- , — 1898 — Neuere Untersuchungen über die Auxosporenbildung der Diatomeen. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg, 2e Supplément, p. 47—51.
- , — 1899 — Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wissensch. Meeresuntersuch. Abteil. Helgoland. Neue Folge, IV, p. 19—295.
- , — 1900 — Die Auxosporenbildung der Gattungen *Cocconeis*, *Surirella* und *Cymatopleura*. Flora, 87, p. 253—281.
- , — 1904 — Die sogenannten „Mikrosporen“ der Plankton-Diatomeen und ihre weitere Entwicklung, beobachtet an *Corethron Valdiviae* n. sp. Ber. d. D. Bot. Gesell., 22, p. 544—554.

- Karsten, G.** — 1906 — I. Das Phytoplankton des Atlantischen Ozeans nach dem Material der Deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Wiss. Ergebn. d. Deutschen Tiefsee-Exped. auf dem Dampfer „Valdivia“, 1898—1899, II. Bd., 2e Teil, 2e Lieferung. Jena. 83 pp.
- , — 1906 — II. Das Phytoplankton des antarktischen Meeres nach dem Material der Deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Idem, Band II, Teil 2, 2e Lieferung. 219 pp. Jena.
- , — 1907 — Das indische Phytoplankton. Idem, Bd. II, Teil 2, 3. Lieferung, 327 pp.
- , — 1908 — Die Entwicklung der Zygoten von *Spirogyra jugalis*. Flora, 99, p. 1—11.
- , — 1912 — Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von *Surirella saxonica*. Zeitsch. f. Botanik, 4, p. 417—425.
- Kirchner, O.** — 1884 — Über die Entwicklungsgeschichte von *Volvox minor*. Cohn's Beitr. z. Biologie der Pflanzen, 3, p. 95—102.
- Kjellman, F. R.** — 1883 — The Algae of the arctic Sea. Königl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar, 20, 352 pp.
- , — 1901 — Om Floridé-slågter *Galaxaura*, dess organografi och systematik. Idem, 33, No. 1, 109 pp. (1900).
- Klebahn, H.** — 1888 — Studien über Zygoten. I. Keimung von *Closterium* und *Cosmarium*, Jahrb. wiss. Bot., 22, p. 415.
- , — 1892 — Idem, II. Die Befruchtung von *Edogonium Boscii*. Idem., 24, p. 235—267.
- , — 1896 — Zur Kenntnis der Auxosporenbildung. I. *Rhopalodia gibba* O. M. Idem, 29, p. 595.
- , — 1912 — Ein Überblick über die neuere Diatomeenliteratur. Arch. f. Protistenkunde, 1, p. 421—461.
- Klebs, G.** — 1881 — Beiträge zur Kenntnis niederer Algenformen. Bot. Zeitung, 39, p. 249—257, 265—272, 281—290, 297—308, 313—319, 329—336.
- , — 1883 — Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Untersuch. aus der Botan. Inst. zu Tübingen, I, p. 233—361.
- , — 1892 — Zur Physiologie der Fortpflanzung von *Vaucheria sessilis*. Verhandl. der naturforsch. Gesell. Basel, 10, p. 45—72.
- , — 1893 — Über den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biol. Centralbl., 13, p. 641—656.
- , — 1896 — Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena. 543 pp.
- , — 1899 — Generationswechsel der Thallophyten. Biol. Centralbl., 19, p. 209—226.
- Krassiltschik, J.** — 1882 — I. Zur Entwicklungsgeschichte und Systematik der Gattung *Polytoma* Ehr. Zoolog. Anz., 4, p. 426—429.
- , — 1882 — II. Zur Naturgeschichte und über die systematische Stellung von *Chlorogonium euchlorum* Ehr. Idem, 5, p. 627—634.
- Kuckuck, P.** — 1894 — Bemerkungen zur marinen Algenvegetation Helgolands. Wissensch. Meeresunter., Abteil. Helgoland. Neue Folge, I, 1874, p. 225—263.
- , — 1900 — I. Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. 5. Ein neuer *Asperococcus* mit beiderlei Sporangien. Idem., N. F., III, p. 13—19.
- , — 1900 — II. Idem. 9. Über den Generationswechsel von *Cutleria multifida* (Engl. Bot.) Grev. Idem, N. F., III, p. 61—79.
- Kurssanow, L.** — 1911 — Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei *Zygnema*. Flora, II, 4, p. 65—84.
- Kylin, H.** — 1907 — Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste. Dissertation Upsala 1907, 288 pp.

- Lewis, J. F.** — 1909 — I. The life-history of *Griffithsia Bornetiana*. Science, 29, p. 904.
 —, — 1909 — II. Idem. Ann. of Bot., 23, p. 639—690.
- Lotsy, J. P.** — 1904 — I. Die Wendung der Dyaden beim Reifen der Tiereier als Stütze für die Bivalenz der Chromosomen nach der numerischen Reduktion. Flora, 93, p. 65—86.
 —, — 1904 — II. Über die Begriffe „Biaiomorphos“, „Biaiometamorphose“, „x-Generation“ und „2 x-Generation“. Recueil des Travaux bot. Néerlandais, 1, p. 219—224.
 —, — 1905 — Die X-Generation und die 2 X-Generation. Eine Arbeitshypothese, Biolog. Centralbl., 25, p. 97—117.
 —, — 1907 — Vorträge über botanische Stammesgeschichte, I. Algen und Pilze. Jena. 828 pp.
- Lüders, J. E.** — 1862 — Beobachtungen über die Organisation, Teilung und Copulation der Diatomeen. Bot. Zeitung, 41.
- Lutman, B. F.** — 1911 — Cell and Nuclear Division in *Closterium*. Bot. Gazette, 51, p. 401—430.
- Lyon, H. L.** — 1905 — Alternation of generations in Animals. Science, 21, p. 666—667.
- Maupas, E.** — 1889 — Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. Arch. de Zoologie expér. et générale, II, 7, p. 149—517.
- Merriman, M. L.** — 1906 — Nuclear division in *Zygnema*. Bot. Gazette, 41, p. 43—53.
- Meyer, L.** — 1906 — Die Entwicklungsgeschichte der *Sphaeroplea annulina* Ag. Bull. Soc. Imp. des Natur. de Moscou (1905), p. 60—84.
- Meyer, K.** — 1909 — Zur Lebensgeschichte der *Trentepohlia umbrina* Mart. Bot. Zeitung, 67, p. 25—43.
- Miquel, P.** — 1892 — Recherches expérimentales sur la physiologie, la morphologie et la pathologie des Diatomées. Annales de micrographie, 4, No. 11, p. 529—558.
- Mottier, D. M.** — 1900 — Nuclear- and Cell-Division in *Dictyota dichotoma*. Ann. of Bot., 14, p. 163—192.
 —, — 1904 — Fecundation in Plants. Publications of the Carnegie Instit. of Washington, No. 15, 187 pp.
- Murray, G.** — 1896 — On the reproduction of some marine Diatoms. Proceed. of the R. Soc. Edinburgh., 21 (1896—1897), No. 3, p. 207—219.
- Nienburg, W.** — 1910 — Die Oogonentwicklung bei *Cystoseira* und *Sargassum*. Flora. Neue Folge, 1, p. 167—180.
- Okamura, K.** — 1892 — On the vegetative multiplication of *Chondria crassicaulis* Harv. Tokyo botan. Magazine.
- Olmanns, F.** — 1889 — Beiträge zur Kenntnis der Fucaceen. Bibliotheca botanica, No. 14, 94 pp.
 —, — 1898 — I. Die Entwicklung der Sexualorgane bei *Coleochaete pulvinata*. Flora, 85, p. 1—14.
 —, — 1898 — II. Zur Entwicklungsgeschichte der Florideen. Bot. Zeitung, 56, Abt. I, p. 99—140.
 —, — 1899 — Über die Sexualität der Ectocarpeen. Flora, 86, p. 86—99.
 —, — 1904 — Morphologie und Biologie der Algen. I. Spezieller Teil, 733 pp. Jena.
 —, — 1905 — Idem, II. Allgemeiner Teil, 443 pp. Jena.
- Osterhout, W. J. V.** — 1886 — On the life history of *Rhabdonia tenera* J. Ag. Annals of Bot., 10, p. 403—427.
- Overton, E.** — 1893 — Über die Reduktion der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahr. d. Naturf. Gesell. in Zürich, 38, p. 169—186.

- Peebles, Fl.** — 1909 — The life-history of *Sphaerella lacustris* (*Haematococcus pluvialis*) with especial reference to the nature and behavior of the zoospores. Centrbl. für Bakteriologie, Abt. II, 24, p. 511—521.
- Peragallo, H.** — 1906 — Sur la question des spores des Diatomées. Soc. scient. d'Arcachon. Trav. des Labor., 8 (1904—1905), p. 127—144.
- Pfitzer, E.** — 1871 — Über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen (Diatomaceen). Botan. Abhandl. aus dem Gebiet der Morph. und Physiologie, herausg. von J. Hanstein, II, Bonn, 189 pp.
- Phillips, R. W.** — 1897 — On the development of the cystocarp in Rhodymeniales. Ann. of Bot., 11, p. 347—368.
- Phillips, R. W.** — 1898 — Idem, II. *Delesseriaceae*. Idem, 12, p. 173—202.
- Porsch, O.** — 1907 — I. Über einige phylogenetisch bemerkenswerte Ergebnisse der Gametophytenforschung der Gymnospermen. Kritisches Sammelreferat. Festschrift d. Naturw. Vereins an der Univ. Wien, p. 67—105.
- , — 1907 — II. Versuch einer Phylogenie des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Verhandl. zool. Bot. Gesell. Wien, 57, p. 120—134.
- Pringsheim, N.** — 1860 — Über die Dauerschwärmer des Wassernetzes. Monatsb. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Berlin.
- , — 1869 — Über Paarung von Schwärmsporen. Gesammelte Abhandlungen, I. (1895.)
- , — 1878 — Über Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophten. Jahrb. wiss. Bot., 11, p. 1—46.
- Rabenhorst, L.** — 1893 — Die Süßwasser-Diatomaceen (Bacillarien) für Freunde der Mikroskopie. Leipzig, 84 pp.
- Reichenow, E.** — 1909 — Untersuchungen an *Haematococcus pluvialis*, nebst Bemerkungen über andere Flagellaten. Arb. kaiserl. Gesundheitsamt, 33, p. 1—45. Analyse dans G. Tischler. Botanische Literatur der Zelle. Jahresbericht über die Fortschritte der Anat. und Entwicklungsgeschichte. Neue Folge, 12, Bd. I, 1907, p. 70—150.
- Reinke, J.** — 1878 — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Dictyotaceen des Golfes von Neapel. Nova acta der Kaisl. Leop.-Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher, 40.
- Rosenvinge, L. K.** — 1909 — The marine Algae of Denmark, I. Introduction. *Rhodophyceae*. I. Bangiales and Nemalionales. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, 7 Ser. Naturv. og Mat. Afd., VII, 7, p. 1—151.
- Rostafinski, J., und Woronin, M.** — 1877 — Über *Botrydium granulatum*. Bot. Zeitung, 35, p. 649.
- Sachs, J.** — 1874 — Lehrbuch der Botanik, 4. Auflage, 944 pp.
- Sauvageau, C.** — 1895 — Sur les sporanges pluriloculaires de l'*Asperococcus compressus* Griff. Journal de Botanique, 9, p. 336—338.
- , — 1896 — I. Note sur le *Strepsithalia*, nouveau genre de Phéosporées. Idem, 10, p. 53—65.
- , — 1896 — II. Observations relatives à la sexualité des Phéosporées. Idem, 10, p. 357—388.
- , — 1897 — Idem, Idem, 11, p. 5, 24, 66.
- , — 1899 — Les Cutlériaciées et leur alternance de générations. Ann. Sc. nat. Botanique, VIII, 10, p. 265—362.
- , — 1905 — Observations sur quelques Dictyotacées et sur un *Aglaozonia* nouveau. Soc. scient. d'Arcachon. Trav. des Labor., 8 (1904—1905), p. 66—81.
- , — 1907 — I. Sur la sexualité de l'*Halopteris* (*Stypocaulon*) *scoparia*. Comptes Rendus de la Soc. de Biologie, 62, p. 506—507.
- , — 1907 — II. Sur la germination et les affinités des *Cladostephus*. Idem, 62, p. 921—922.

- Sauvageau, C.** — 1907 — III. Sur une nouvelle complication dans l'alternance des générations des *Cutleria*. Idem, 63, p. 139—141.
- , — 1907 — IV. Sur un *Fucus* qui vit dans la vase. Idem, 63, p. 701—703.
- , — 1908 — I. Nouvelles observations sur la germination du *Cladostephus verticillatus*. Idem, 64, p. 695—697.
- , — 1908 — II. Sur la germination des zoospores de l'*Aglaozonia melanoidea*. Idem, 64, p. 697—698.
- , — 1908 — III. Sur la germination parthénogénétique du *Cutleria adpersa*. Idem, 64, p. 698—700.
- Sauvageau, C.** — 1908 — IV. Sur la stérilité et l'apogamie d'un *Fucus* vasicole et aérien. Idem, 65, p. 163—165.
- , — 1908 — V. Nouvelles observations sur la germination parthénogénétique du *Cutleria adpersa*. Idem, 65, p. 165—167.
- , — 1911 — Sur la vie indépendante des noyaux expulsés dans l'oogone des Fucales et la possibilité de leur fécondation. Idem, 70, p. 470—471.
- Schaffner, J. H.** — 1909 — The reduction division in the microsporocytes of *Agave virginica*. Bot. Gazette, 47, p. 198—214.
- Schenk, H.** — 1908 — Über die Phylogenie der Archegoniaten und der Characeen. Engler's Bot. Jahrb. für Systematik, 42, p. 1—37.
- Schiller, J.** — 1907 — Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Ulva*. Sitzber. der k. Akad. der Wiss. in Wien. Math.-nat. Klasse, 116, p. 1691—1716.
- , — 1909 — Ein neuer Fall von Mikrosporenbildung bei *Chaetoceras Lorenzianum* Grün. Berichte d. D. Botan. Gesell., 27, p. 351—361.
- Schmidle, W.** — 1896 — Untersuchungen über *Thorea ramosissima* Bory. Hedwigia, 35, p. 1—33.
- Schmitz, Fr.** — 1883 — Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. Sitzber. der Akad. d. Wiss. Berlin, p. 215.
- Schussnig, B.** — 1911 — Beitrag zur Kenntnis von *Gonium pectorale* Müll. Österr. bot. Zeitschrift, 61, No. 4, p. 121—126.
- Setchell, W. A.** — 1890 — Contributions from the cryptogamic laboratory of Harvard University. 12. Concerning the structure and development of *Tuomeya fluviatilis* Harv. Proc. Am. Acad. 25, p. 53—68.
- Simons, E. B.** — 1906 — A morphological study of *Sargassum filipendula*. Bot. Gazette, 41, p. 161—180.
- Sirodot, S.** — 1884 — Les Batrachospermes. 300 pp. Paris.
- Smith, W.** — 1853—1856 — A Synopsis of the British *Diatomaceae*; with remarks on their structure, functions and distribution. 2 vol., London, 263 pp.
- Solms-Laubach, H.** — 1881 — Die Corallinen-Algen des Golfs von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 4, 64 pp.
- Strasburger, E.** — 1884 — Neuere Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena, 176 pp.
- , — 1894 — I. The Periodic Reduction of the number of the chromosomes in the Life-History of Living organisms. Ann. of Bot., 8, p. 281—316.
- , — 1894 — II. Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biol. Centralblatt, 14, p. 817—838 et 849—866.
- , — 1897 — Kernteilung und Befruchtung bei *Fucus*. Jahrb. wiss. Bot., 30, p. 351—374.
- , — 1906 — Zur Frage eines Generationswechsels bei Phaeophyceen. Bot. Zeitung, 64², p. 2—7.
- Sturch, H. H.** — 1899 — *Harveyella mirabilis* (Schmitz and Reinke). Ann. of Bot., 13, p. 83—102.

- Svedelius, N.* — 1908 — Über den Bau und die Entwicklung der Florideengattung *Martensia*. Kgl. Svenska Vetens. Akad. Handlingar, 43, 7, 101 pp.
- , — 1911 — Über den Generationswechsel bei *Delesseria sanguinea*. Svensk bot. tidskr., 5, p. 260—325.
- Thuret, G.* — 1850 — Recherches sur les zoospores des Algues et les anthéridies des Cryptogames. Ann. Sc. Nat. Botanique, III, 14, p. 214—260.
- Tröndle, A.* — 1907 — Über die Kopulation und Keimung von *Spirogyra*. Bot. Zeitung, 65, p. 187—216.
- , — 1911 — Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von *Spirogyra* und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. für Botanik, 3, p. 593—619.
- Valle, P. Della.* — 1909 — L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi. Archivio zoologico, IV, p. 1—177. Analyse par Caullery dans: Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique, VII, 45, 1911. Bibliographia Evolutionis, No. 76, p. 31.
- Van Beneden, E.* — 1883 — Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Arch. de Zoologie, 4, p. 265—640.
- Van Wisselingh, C.* — 1908 — Über die Karyokinese bei *Ædogonium*. Beih. z. bot. Centralblatt, I. Abt, 23, p. 137—156.
- , — 1910 — On the structure of the nucleus and karyokinesis in *Closterium Ehrenbergii* Merr. Konink. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. Proceedings, p. 365—375.
- Vines, H. S.* — 1878 — The proembryo of *Chura*: an essay in Morphology. Journ. of Botany brit. and for., p. 355.
- , — 1879 — On alternation of generations in the *Thallophytes*. Idem, p. 321—328.
- Von Wettstein, R.* — 1901—1909 — Handbuch der systematischen Botanik. 1. Auflage, Leipzig und Wien, 800 pp.
- Williams, J. L.* — 1903 — Alternation of generations in the *Dictyotaceae*. The New Phytologist, p. 184—186.
- , — 1904 — I. Alternation of generations in the *Dictyotaceae* and the Cytology of the asexual generation. Report of the 73. Meeting of the British Assoc. for the Advanc. of Science, Southport 1903, p. 858.
- , — 1904 — II. Studies in the *Dictyotaceae*. I. The Cytology of the Tetrasporangium and the germinating Tetraspore. Ann. of Bot., 18, p. 141—160.
- , — 1904 — III. Idem, II. The Cytology of the gametophyte generation. Ann. of Bot., 18, p. 183—204.
- Winkler, H.* — 1908 — Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progressus rei botanicae, 2, p. 293—454.
- Wolfe, J. J.* — 1904 — Cytological Studies on Nematode. Ann. of Bot., 18, p. 608—630.
- Wollenweber, W.* — 1908 — Untersuchungen über die Algengattung *Haematococcus*. Ber. d. D. Bot. Gesell., 26, p. 238—298.
- , — 1909 — Untersuchungen über die Algengattung *Haematococcus*. Arch. f. Hydrobiologie und Planktonkunde, 4, p. 331—338.
- Yamanouchi, S.* — 1906 — I. The life-History of *Polysiphonia violacea*. Bot. Gazette, 41, p. 425—433.
- , — 1906 — II. Idem, Idem, 42, p. 401—449.
- , — 1907 — Apogamy in *Nephrodium*. Idem, 44, p. 142—146.
- , — 1909 — I. Mitosis in *Fucus*. Idem, 47, p. 173—197.
- , — 1909 — II. Cytology of *Cutleria* and *Aglaosonia*. Idem, 48, p. 380—387.
- , — 1911 — Zur Entwicklungsgeschichte von *Zanardinia collaris* Crouan (vorläufige Mitteilung). Botan. Magazine, Tokyo, 25, 288, p. 9—11 (en Japonais). Analyse par Ikeno dans Botan. Centralblatt, 116, p. 435.

Jean Bonnet.

Notice nécrologique.

L'auteur de l'article sur la „Reproduction sexuée et l'Alternance des Générations chez les Algues“ a trouvé la mort à l'âge de 22 ans dans une catastrophe de chemin de fer. Pour un homme si jeune, l'article témoigne d'une perspicacité tout à fait extraordinaire, de sorte que l'on peut dire, sans aucune exagération, que la mort de Jean Bonnet est une perte pour la science. Je n'hésite pas à dire que très peu de botanistes d'un âge beaucoup plus mûr auraient pu écrire un meilleur aperçu des questions discutées.

Nous sommes heureux de pouvoir publier cet ouvrage qui est né d'une conférence faite l'an dernier à l'École normale supérieure sous les auspices et la direction de M. Matruchot, Professeur-adjoint de Botanique à la Sorbonne, qui, la conférence finie, poussa son élève à l'écrire. Jean Bonnet a encore pu lire les épreuves, mais il n'a pas pu intercaler les figures. Je me suis chargé de cette tâche, et j'espère avoir réalisé les intentions du jeune décédé.

Quelques détails et quelques dates sur cette courte vie, qui promettait tant pour l'avenir, intéresseront sans doute nos lecteurs.

Jean Bonnet naquit à Albi le 10 Avril 1891. Élève au Lycée de Toulouse, où son père est professeur, il obtint en 1908 son Baccalauréat Latin-Sciences et Philosophie, et entra comme étudiant en sciences naturelles à la Faculté des Sciences de l'Université de Toulouse, où il fut notamment l'élève de M. le Professeur Leclerc du Sablon. En deux ans (1909—1910), il conquiert ses quatre diplômes de Zoologie, de Botanique, de Géologie et de Chimie générale,

qui lui font conférer le diplôme de Licencié ès sciences naturelles (cum licentia docendi). En 1910 et 1911, il travaille, pendant les vacances, sous la direction de MM. Caullery et Pérez, professeurs à la Sorbonne, au Laboratoire de Wimereux (Pas de Calais).

En 1911, il présente à la Faculté et soutient un mémoire sur les Cellules nourricières du pollen chez les Angiospermes, en vue de l'obtention du Diplôme d'études supérieures, nécessaire pour être candidat au concours d'agrégation. En 1912, il suit à Paris en qualité d'élève libre de l'École normale supérieure les cours et conférences préparatoires à l'agrégation donnés en Sorbonne et aussi à l'École normale elle-même.

En juillet 1912, il est reçu premier à l'agrégation des sciences naturelles. En Octobre 1912, Jean Bonnet fut appelé à faire son service militaire au 24^e bataillon de chasseurs alpins à Villefranche-sur-Mer (Alpes-Maritimes), fut reçu élève-officier de réserve en Septembre 1913, et trouva la mort, le 17 Septembre 1913, dans la catastrophe de chemin de fer électrique survenue, au retour même des manœuvres, à Villeneuve-Loubet (près Grasse) dans les Alpes-Maritimes.

J. P. Lotsy.

Neue Veröffentlichungen.

Mikrochemie der Pflanze.

Von Dr. **Hans Molisch**, o. ö. Prof. u. Direktor des pflanzenphysiologischen Instituts a. d. K. K. Universität in Wien. Mit 116 Textfiguren. (X, 394 S. gr. 8°.) 1913. Preis: 13 Mark, geb. 14 Mark.

Aus dem Vorwort: Bei dem allgemeinen Interesse, das man jetzt der Biochemie entgegenbringt, war das Bedürfnis nach einem Werke, das die Mikrochemie der Pflanze in weiterem Umfange auf der Basis der heutigen Erfahrungen behandelt, erwacht, und deshalb habe ich mich zur Herausgabe eines solchen Buches entschlossen. Bei seiner Abfassung war ich bestrebt, das Vorhandene kritisch zu prüfen, die verschiedenen Reaktionen aus eigener Anschauung kennen zu lernen und auf ihren Wert und ihre Brauchbarkeit zu untersuchen — eine Aufgabe, die bei dem großen Umfang des Stoffes nicht leicht zu bewältigen war. Es sollte nicht bloß eine Uebersicht gegeben, sondern da, wo noch so viel Unreifes und Zweifelhafte im Wege stand, Spreu vom Weizen geschieden und, wenn möglich, durch eigene Erfahrung gestützt werden.

Mit Figuren wurde das Buch, um das Verständnis zu erleichtern, reichlich ausgestattet. Man wird hier vergeblich nach alten bekannten Bildern suchen, sondern fast nur Originalfiguren — weit über hundert — finden. . . Möge dieses Werk zu neuen Untersuchungen anregen und der Mikrochemie, die in der Zellenlehre der Zukunft sicherlich eine bedeutungsvolle Rolle spielen wird, neue Freunde gewinnen.

Biochemie der Pflanzen.

Von Dr. phil. et med. **Friedrich Czapek**, o. ö. Prof. der Anatomie und Physiologie der Pflanzen, und Vorstand des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. deutschen Universität in Prag. Zweite, umgearbeitete Auflage.

Erster Band. Mit 9 Abbildungen im Text. (XIX, 820 S. gr. 8°.) 1913.

Preis: 24 Mark, geb. 25 Mark 20 Pf.

Inhalt: Geschichtliche Einleitung. — Allgemeine Biochemie. — Spezielle Biochemie: 1. Die Saccharide im Stoffwechsel der Pflanze. 2. Die Lipide im Stoffwechsel der Pflanze.

Die zweite Auflage der „Biochemie der Pflanzen“ von Czapek weist wichtige Unterschiede gegenüber der ersten auf. Durch das Erscheinen einer Reihe spezieller Werke konnten manche Abschnitte gänzlich fortgelassen oder wesentlich gekürzt werden. Dafür sind die anderen Kapitel durch Verbesserungen und Ergänzungen auf den neuesten Stand der Forschung gebracht und im Interesse der Uebersichtlichkeit des Ganzen ist auch mancherlei geändert worden. Den zweiten Band wird der Verfasser sobald wie möglich folgen lassen. Die Neuerscheinung dieses Werkes wird für zahlreiche Fachgenossen eine peinlich empfundene Lücke wieder ausfüllen.

Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.

Von

Dr. **Ludwig Jost**,

Prof. a. d. Universität Straßburg. Dritte Auflage. Mit 194 Abbildungen im Text. (XVI, 760 S. gr. 8°.) 1913.

Preis: 16 Mark, geb. 18 Mark.

Inhalt: I. Teil: **Stoffwechsel.** 1. Stoffliche Zusammensetzung der Pflanze. 2. Stoffaufnahme im allgemeinen. 3. Stoffaufnahme im einzelnen. Verwendung der aufgenommenen Stoffe. (Das Wasser. Die Aschensubstanzen. Kohlen- und Stickstoff. Energiewechsel.) — II. Teil: **Formwechsel.** 1. Wachstum und Gestaltung unter konstanten äußeren Bedingungen. 2. Einfluß der Außenwelt auf Wachstum und Gestaltung. 3. Innere Ursachen des Wachstums und der Gestaltung. 4. Die Entwicklung der Pflanze unter dem Einfluß von inneren und äußeren Ursachen. (Entwicklung der Vegetationsorgane. Entwicklung der Fortpflanzungsorgane. Bastardierung und Vererbung. Variabilität und Vererbung.) — III. Teil: **Grütwchsel.** 1. Hygroskopische Bewegungen. 2. Variations- und Nutationsbewegungen. (Schleuderbewegungen. Paratonische Bewegungen. Autonome Bewegungen.) 3. Lokomotorische Bewegungen. (Autonome lokomotorische Bewegungen. Locomotorische Richtungsbewegungen [Taxien].)

Ziel und Anlage dieses Buches sind die gleichen geblieben wie in den ersten Auflagen, in denen sich Josts Vorlesungen als ein wertvolles und viel gebrauchtes Buch bewährt haben. Nur an Umfang hat das Buch gewonnen, weil die Literatur über Pflanzenphysiologie, die berücksichtigt werden mußte, in den letzten Jahren ganz außerordentlich angewachsen ist.

Neue Veröffentlichungen.

Elemente der exakten Erbliehkeitslehre mit Grundzügen der biologischen Variationsstatistik. Von Dr. **W. Johannsen**, Prof. ord. der Pflanzenphysiologie an der Universität Kopenhagen. Zweite deutsche, neu bearbeitete und sehr erweiterte Auflage in dreißig Vorlesungen. Mit 40 Abbildungen im Text. (IX, 723 S. gr. 8^o) 1913.

Preis 13 Mark, geb. 14 Mark.

Dieses Werk war schon fast zwei Jahre nicht mehr im Buchhandel. Durch einen längeren Aufenthalt des Verfassers an nordamerikanischen Universitäten wurde die Neubearbeitung wesentlich verzögert, er hat aber auf dieser Studienreise viele fruchtbare Anregungen geschöpft, die der vorliegenden zweiten Auflage zugute gekommen sind. Die Neubearbeitung ist für die meisten Vorlesungen eine völlige gewesen: das Buch ist insofern ein neues und umfassenderes geworden. Die Gesichtspunkte, welche der ersten Auflage ihren Charakter gaben, sind in der Zwischenzeit von vielen Forschern und von dem Verfasser selbst vertieft und erweitert worden, und sie haben dabei die Prüfung ihrer Berechtigung bestanden. Das Buch, das man als ein Lehrbuch der modernen variationsstatistischen Untersuchungsmethoden bezeichnen kann, ist nicht nur für die Spezialforscher der Vererbungs- und Abstammungslehre, sondern ebenso sehr für Physiologen und Biologen, ja auch für Psychologen von größtem Wert.

Weltsprache und Wissenschaft. Gedanken über die Einführung der internationalen Hilfssprache in die Wissenschaft. Von **L. Couturat**, früher Prof. a. d. Univ. Caen, jetzt Paris, **O. Jespersen**, Prof. a. d. Univ. Kopenhagen, **R. Lorenz**, Prof. a. d. Akademie für Sozial- und Handelswissenschaften Frankfurt a. M., **W. Ostwald**, em. Prof. a. d. Univ. Leipzig (Groß-Bothen), **L. v. Pfandl**, em. Prof. a. d. Univ. Graz. Zweite, durchgesehene und vermehrte Auflage. (VIII, 154 S.) 1913. Preis: 2 Mark.

Inhalt: 1. Die Sprache. Von Wilhelm Ostwald. — 2. Das Bedürfnis nach einer gemeinsamen Gelehrtensprache. Von Leopold von Pfandl. — 3. Die Délégarion pour l'adoption d'une langue auxiliaire internationale und die geschichtliche Entwicklung der Idio-Sprache. Von Richard Lorenz. — 4. Sprachliche Grundsätze beim Aufbau der internationalen Hilfssprache, mit einem Anhang zur Kritik des Esperanto. Von Otto Jespersen. — 5. Ueber die Anwendung der Logik auf das Problem der internationalen Sprache. Von Louis Couturat. — 6. Das Verhältnis der internationalen Sprache zur Wissenschaft. Von Richard Lorenz. — 7. Die wissenschaftliche Nomenklaturfrage. Von Wilhelm Ostwald. — 8. Die chemische Nomenklatur. Von Wilhelm Ostwald. — 9. Zur physikalischen Nomenklatur. Von Leopold von Pfandl. — 10. Schlusswort: Lesen, Schreiben und Sprechen. Von Leopold von Pfandl.

Beilagen: 1. Probe aus dem internationalen Lexikon. 2. Grammatik, Wortbildung, grammatische Wörter. 3. Textprobe: ein praktisches Experiment. 4. Auszug aus den Statuten der Union pour la langue internationale. 5. Leitende Persönlichkeiten der „Union“. 6. Alphabetisches Verzeichnis der Orte mit Idio-Gruppen nach Ländern geordnet. 7. Verzeichnis der Idio-Zeitschriften.

Naturphilosophische Plaudereien. Von **H. Potonié**. 1913. Preis: 2 Mark, geb. 3 Mark.

Inhalt: Vorwort. — Ueber das Popularisieren. — Naturforscher und Philosophie. — Beschreibung und Erklärung. — Körper und Seele. — Zur Naturgeschichte der Logik. — Anthropomorphismus und Logik. — Die Entstehung der Denkformen. — Ueber den Begriff der Schönheit. — Die Macht der Gewohnheit. — Zur sogenannten Sprachreinigung. — Dogma und Kritik. — Wert des Entwicklungsgedankens. — Wissenschaft und Glauben. — Phantasie und Wissenschaft. — Monismus als Weltanschauung. — Ueber den Begriff der Zweckmäßigkeit. — Was ist Leben? — Sozialistisches. — Schlusswort. — Register.

Professor Potonié, der Herausgeber der „Naturwissenschaftlichen Wochenschrift“, ist von verschiedenen Seiten aufgefordert worden, seine mehr oder minder ins Allgemeine gehenden Bemerkungen, die er nach und nach namentlich in der „Naturwissenschaftlichen Wochenschrift“ gebracht hat, zusammenfassend zu veröffentlichen. Insbesondere fand sein Aufsatz aus dem Jahre 1891 über „Die Entstehung der Denkformen“ nachhaltiges Interesse. Gern folgte der Verfasser diesen Wünschen und gibt nun im Vorliegenden eine Schrift, die ein Eingang sein soll in die neuzeitliche Naturphilosophie. Sie wird den weitesten Kreisen der naturwissenschaftlich interessierten Anregung bieten.

Diesem Heft liegen vier Prospekte von der Verlagsbuchhandlung Gustav Fischer in Jena bei, betr. 1) „Handwörterbuch der Naturwissenschaften“, 2) „Mycologisches Centralblatt“ hrsg. von C. Wehmer, 3) „Die Süßwasserflora Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz“ hrsg. von A. Pascher und 4) Zimmermann „Der Manihot-Kautschuk“.

PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK
PROGRÈS DE LA BOTANIQUE
PROGRESS OF BOTANY

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

REDIGIERT VON

DR. J. P. LOTSY

FÜNFTER BAND. ZWEITES HEFT

MIT 18 ABBILDUNGEN



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1916

Inhalt.

	Seite
PELOURDE, FERNAND: Les Progrès réalisés dans l'étude des Cyano- phytes de l'époque secondaire. Avec 18 figures dans le texte	129
TISCHLER, G.: Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche.	164

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Organographie der Pflanzen

insbesondere der Archegoniaten
und Samenpflanzen.

Von

Dr. K. Goebel,

Professor an der Universität München.

Zweite umgearbeitete Auflage.

Neu erschienen:

Zweiter Teil: Spezielle Organographie.

1. Heft: Bryophyten.

Mit 438 Abbildungen im Text. (XII, S. 515—902.) 1915.

Preis: 12 Mark 50 Pf.

Inhalt: I. Einleitung. 1. Kurze Uebersicht der Geschichte der Bryophytenforschung, Stellung der Bryophyten im System. 2. Die Sexualorgane der Bryophyten. 3. Vergleich der Gametophyten und der Sporophyten beider Gruppen. 4. Der innere Aufbau des Kapselteiles des Embryos. 5. Vergleich zwischen dem Sporophyten und dem Gametophyten. 6. Einige Eigentümlichkeiten in Zellenbau, Stoffwechsel und Periodizität der Entwicklung. — II. Die Lebermoose. 1. Die Gestaltung der Vegetationsorgane. 2. Die anatomische Gliederung. 3. Die Beziehungen der Organbildung zu den Lebensbedingungen. 4. Ungeschlechtliche Vermehrung der Lebermoose. 5. Fertile Sprosse und Schutz der Sexualorgane. 6. Die Embryonen und Sporogonien. 7. Die Sporenkeimung. — III. Die Laubmoose. 1. Die Vegetationsorgane. 2. Beziehungen der Laubmoose zur Außenwelt. 3. Ungeschlechtliche Vermehrung. 4. Gametangienstände und Sporogonbildung. 5. Einrichtung der Sporenverbreitung.

Wie der erste Teil dieses Buches, so hat auch der zweite wesentliche Veränderungen in der zweiten Auflage erfahren. Besonders gilt dies von dem zunächst vorliegenden, die „Bryophyten“ behandelnden Abschnitt. Die Zahl der Abbildungen ist von 128 auf 438 gestiegen; davon sind 345 Originale.

Früher erschienen:

Erster Teil: Allgemeine Organographie.

Zweite umgearbeitete Auflage. 1913. (X, 514 S. gr. 8°)

Mit 459 Abbildungen im Text.

Preis: 16 Mark, geb. 17 Mark.

Les Progrès réalisés dans l'étude des Cycadophytes de l'époque secondaire.

Par

Fernand Pelourde,

Docteur ès-sciences, Préparateur au Muséum de Paris.

Avec 18 figures dans le texte.

Il y a quelques années, les lecteurs de cette Revue ont été mis par M. Zeiller au courant d'un ensemble de découvertes fondamentales relatives à certains végétaux mésozoïques étroitement apparentés aux Cycadales actuelles¹⁾. Le nombre de ces découvertes s'est notablement accru depuis lors, grâce surtout aux investigations de M. M. Wieland et Nathorst; aussi m'a-t-il paru intéressant de faire connaître dans ces colonnes les résultats généraux auxquels elles ont permis d'aboutir.

Les fossiles qui vont nous occuper présentent une si grande variété que la plupart d'entre eux ne sauraient rentrer dans les cadres de la classification botanique ordinaire. C'est pourquoi nous les rangerons dans un groupe spécial, celui des Bennettitales ou Bennettitées, constituant avec les Cycadales actuelles la série désignée par M. Nathorst sous le nom de Cycadophytes²⁾.

Les expressions Bennettitales et Bennettitées dérivent du terme générique *Bennettites* Carruthers, auquel on substitue souvent celui de *Cycadeoidea* Buckland³⁾.

¹⁾ Zeiller, Les Progrès de la Paléobotanique de l'ère des Gymnospermes. *Progressus rei botanicae*, 1907, p. 196—210.

²⁾ Nathorst, Beiträge zur Kenntnis einiger mesozoischen Cycadophyten. *Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar*, Bd. 36, No. 4, 1902, p. 3.

³⁾ Cf. Wieland, American fossil Cycads, publié par la „Carnegie Institution“ de Washington. 1 vol. in-4°, avec 50 planches, 1906.

On connaît depuis longtemps, dans divers étages des systèmes triasique, jurassique et crétacé, un nombre considérable de frondes de Cycadophytes, réparties dans toute l'étendue du globe, depuis les tropiques jusqu'au Groënland et à la Sibérie d'une part, et, d'autre part, jusqu'à la Terre de Louis-Philippe. Par contre, la liste des tiges silicifiées du même groupe est demeurée assez brève pendant longtemps. Mais, au cours des deux dernières décades, les recherches de divers auteurs tels que Thomas Macbride, Lester Ward, Marsh et M. Wieland, ont fait connaître aux Etats-Unis des gisements de ces tiges d'une richesse inouïe. C'est ainsi que, en 1906, le Yale Museum en possédait déjà plus de 700 échantillons provenant de la seule région des Black Hills ¹⁾.

Appareil végétatif des Bennettitales.

1. Aspect général des tiges ²⁾.

Dans la plupart des cas, les tiges en question mesuraient au maximum quelques pieds de hauteur, alors que chez les Cycas de l'Inde, la longueur des mêmes organes peut dépasser 20 mètres.

Certaines d'entre elles, provenant du „Carbon County“, Wyoming (Etats-Unis), et sur lesquelles Ward a fondé son genre *Cycadella*, mesurent en moyenne 35 centimètres de longueur contre 20 de diamètre. D'autres, recueillies dans la région de Maryland, peuvent atteindre une hauteur de 50 centimètres. Le plus grand, parmi les troncs de Cycadophytes complets et indivis que l'on connaît dans les terrains secondaires est le *Cycadeoidea gigantea* Seward de l'île de Portland (Angleterre), qui mesure 1 m., 18 de longueur et 1 m., 07 de circonférence.

Mais l'étude de certains spécimens incomplets de Black Hawk (Etats-Unis) rapportés au *Cycadeoidea Jenneyana* Ward a montré que les tiges de cette espèce atteignaient jusqu'à 3 ou 4 mètres de hauteur. Le *C. Jenneyana* semble avoir été la plus grande de toutes les Cycadophytes mésozoïques observées jusqu'ici.

Un nombre important de tiges de Bennettitales recueillies aux Etats-Unis se sont montrées plus ou moins ramifiées. Jusqu'à leur découverte, presque tous les troncs de ce groupe paraissaient indivis, en dehors de ceux du genre *Wielandiella* Nathorst, qui étaient plusieurs fois dichotomes. Mais il est possible que cet aspect

¹⁾ Wieland, American fossil Cycads (loc. cit.), p. 8.

²⁾ Voir principalement à ce sujet: Wieland, American fossil Cycads, p. 5—44.

ait été déterminé, dans bien des cas, par la rupture accidentelle et la dispersion de branches latérales¹⁾. Ainsi, M. Lignier a présumé que le type du *Cycadeoidea micromyela* Morière pourrait fort bien représenter une ramification d'un tronc plus gros que lui²⁾. En tout cas, il semble désormais acquis que, parmi les spécimens provenant de la région de Minnekahta, par exemple, les types ramifiés, comme les *Cycadeoidea Marshiana* Ward et *minnekahtensis* Ward, étaient de beaucoup plus nombreux que les types indivis.

Les ramifications de ces diverses tiges, presque toujours insérées vers leur base et formant bouquet avec elles, pouvaient atteindre une taille considérable. M. Wieland en a signalé une, appartenant au *Cyc. Marshiana*, qui pesait à elle seule 147 Kilos, 3³⁾. Dans un autre échantillon de la même espèce, il a compté 9 branches distinctes⁴⁾.

Un des plus beaux spécimens de Cycadophytes ramifiées que l'on connaisse est le type du *Cycadeoidea superba* Ward, fondé à l'origine sur 3 branches recueillies à Minnekahta. M. Wieland a remarqué que 2 autres branches trouvées en place par lui dans la même localité s'ajustaient parfaitement avec les 3 précédentes, et que ces divers débris ont appartenu jadis à un seul et même individu. Ce dernier lui est apparu constitué par une grosse tige centrale et par 4 branches basales, de manière à rappeler beaucoup la variété „tête de lion“ du *Cycas revoluta*, créée par les horticulteurs japonais⁵⁾.

Les tiges des Bennettitales, comme celles de beaucoup de Cycadales actuelles, étaient protégées d'un bout à l'autre, dans leurs diverses parties, par les bases persistantes des feuilles successives.

Une de leurs principales caractéristiques est la présence constante d'écailles plus ou moins abondantes sur leurs bases foliaires, leurs bractées et leurs pédoncules fructifères, ainsi qu'entre ces divers organes. Ces écailles peuvent dans certains cas recouvrir toute leur surface et constituer jusqu'à la moitié de leur volume total. Parfois, cependant, chez les *Cycadeoidea Stillwelli* Ward et *excelsa* Ward, par exemple, elles sont assez rares. Mais, d'une manière générale, elles sont bien plus abondantes que celles des Cycadales actuelles.

Leur structure, en tout cas, est très variable suivant les espèces, et susceptible de rendre de grands services au point de vue taxonomique⁶⁾. Chez le *Cycadeoidea nigra* Ward, par exemple, elles possèdent à la base des feuilles une assise unique de cellules, comme

¹⁾ Wieland, American fossil Cycads, p. 31.

²⁾ Lignier, Etude anatomique du *Cycadeoidea micromyela*. Mém. soc. linn. Normandie, t. 20, 1901, p. 365.

³⁾ American fossil Cycads, p. 41; pl. 5, fig. 1.

⁴⁾ Ibid., p. 41; pl. 7, 8.

⁵⁾ Wieland, American fossil Cycads, p. 43; pl. 9—11.

⁶⁾ Wieland, American fossil Cycads, p. 52.

celles des Fougères actuelles du genre *Cyathea*. Chez le *Cyc. colossalis* Ward, celles qui entourent la couronne terminale de jeunes feuilles ont plusieurs épaisseurs de cellules, mais elles sont beaucoup plus arrondies que dans la forme précédente, et elles ressemblent plutôt à des sortes de poils. Chez les *Cycadella*, elles atteignent des dimensions particulièrement notables, dans le sens de la largeur comme dans celui de l'épaisseur¹⁾.

II. Structure anatomique des tiges.

En coupes transversales, presque toutes les tiges des Bennettiales montrent, autour d'une moëlle centrale, un cercle de faisceaux libéro-ligneux collatéraux, à bois interne centrifuge, et à liber externe centripète. Cette structure rappelle par conséquent, dans ses traits essentiels, celle que l'on connaît chez les Cycadales actuelles, principalement celle des *Zamia*, des *Ceratozamia*, des *Dioon* et des *Stangeria*, lesquels, contrairement aux *Cycas*, aux *Macrozamia*, aux *Encephalartos* et aux *Bowenia*, possèdent dans leurs troncs un cylindre unique de faisceaux.

Dans la tige du *Cycadeoidea Jenneyana* de Black Hawk, South Dakota (Etats-Unis), M. Wieland a observé, à l'intérieur d'une écorce mince, une masse ligneuse aussi importante et aussi compacte que celle des tiges de Cordaïtes²⁾. Cette masse semble à première vue subdivisée en un certain nombre d'anneaux successifs comparables à ceux des tiges de Dicotylédones. Mais cet aspect, que l'on ne retrouve plus que très atténué sous le microscope, paraît dû, comme chez les Cordaïtales du genre *Mesoxylon*, à des circonstances accidentelles, telles que des différences de teintes réalisées au cours de la fossilisation, ou bien des inégalités dans la distribution des produits résineux³⁾.

M. Seward a signalé autrefois une tige de l'Inde, à laquelle adhéraient des frondes du type *Ptilophyllum cutchense* Morr., et qui possédait une zone ligneuse compacte, moins puissante toutefois que celle du *Cyc. Jenneyana*⁴⁾.

Ces deux exemples permettent de rapprocher, tout au moins au point de vue de leur système vasculaire, les Cycadophytes des autres Gymnospermes.

¹⁾ Wieland, American fossil Cycads, fig. 18 du texte; pl. 18; pl. 38, fig. 3.

²⁾ American fossil Cycads, pl. 14, fig. 1.

³⁾ Wieland, On the Williamsonian Tribe. American Journal of Science, vol. 32, 1911, p. 441.

⁴⁾ Seward, Catalogue of the mesozoic plants in the dept of Geology, British Museum. The Jurassic Flora of the Yorkshire Coast, 1900 p. 193, 194, et fig. 30.

On sait que les Cycadales actuelles rappellent également les Conifères par l'existence, dans leur appareil végétatif, au cours du développement ontogénétique, de cellules sécrétrices et d'éléments libériens transitoires. Ces derniers, qui n'existent ni chez les Phanérogames, ni chez les Fougères actuelles, et auxquels M. Chauveaud a donné le nom de liber précurseur, constituent des termes de transition très nets entre les cellules parenchymateuses ordinaires et les tubes criblés typiques; leur présence détermine la différenciation des premiers vaisseaux avant celle des premiers tubes criblés, alors que, chez les Angiospermes et les Cryptogames vasculaires, abstraction faite du seul genre *Azolla*, c'est l'inverse qui a lieu¹⁾.

Traces foliaires. — Si l'on considère maintenant l'écorce des tiges de Bennettitales, on constate que la course des traces foliaires s'y effectue d'une manière beaucoup plus simple que chez les Cycadales actuelles. On sait que, chez ces dernières, chaque feuille est alimentée par deux faisceaux initiaux, qui quittent le cylindre central de la tige correspondante très près l'un de l'autre, en une région diamétralement opposée à sa base d'insertion sur cette tige. A partir de leur point de départ, ces faisceaux se recourbent dans deux directions opposées; ils se subdivisent ensuite plus ou moins abondamment dans la partie inférieure de la feuille à laquelle ils aboutissent.

Tandis que chez les Bennettitales, un seul faisceau initial correspond à chaque feuille. Ce faisceau quitte le cylindre central de la tige à l'angle inférieur de l'une des mailles constituées par les anastomoses des divers faisceaux caulinaires. Puis il se subdivise en un certain nombre d'autres, plus petits, qui se rendent directement dans une feuille.

Dans les bases pétiolaires demeurées adhérentes aux tiges, ces faisceaux apparaissent disposés de diverses manières.

Tantôt leur ensemble constitue un contour unique, souvent déprimé sur sa face supérieure, et ressemblant alors à une sorte de V ou d'U dont les deux branches se seraient recourbées et rejointes du côté interne²⁾.

Ou bien ils sont distribués d'une manière assez irrégulière dans tout l'intérieur des pétioles, sans que l'on puisse discerner entre eux des rapports bien définis. Il en est ainsi, par exemple, chez le *Cyca-*

¹⁾ G. Chauveaud, De l'existence d'élément précurseurs des tubes criblés chez les Gymnospermes, Comptes rendus Ac. sc., 30 juin 1902; — voir aussi: Ann. sc. nat., Bot., 8^e série, t. 18, — et 9^e série, t. 12.

²⁾ Cf. Lignier, Etude anatomique du *Cycadeoidea micromyela* (loc. cit.), fig. 15 du texte; — *Cycadeoidea Fabre-Tonnerrei*, sp. nov., Mém. soc. linn. Normandie, t. 24, pl. 5, fig. 4, 5. — Wieland, American fossil Cycads, fig. 20—25, 30 et 33 du texte.

decoidea ingens Ward, à certains niveaux tout au moins¹⁾, et aussi chez le *Cyc. gigantea* Seward²⁾.

Chez le *Cycadeoidea nigra*, la première des deux dispositions qui viennent d'être mentionnées se trouve compliquée par l'adjonction de deux petits groupes de faisceaux, dans la concavité supérieure du contour fasciculaire principal, c'est-à-dire en dehors de ce dernier³⁾.

Ces diverses figures sont d'ailleurs susceptibles de se modifier, et parfois de se transformer les unes dans les autres dans un même fragment de pétiole⁴⁾. Pour préciser davantage la structure des frondes dans chaque cas particulier, il importerait naturellement d'en posséder un plus grand nombre de coupes transversales, prélevées dans toute leur étendue.

Parmi les Cycadales actuelles, les *Stangeria* et les *Bowenia* ont, sur les coupes transversales, leurs faisceaux pétiolaires disposés sur une ligne circulaire unique, de manière à rappeler les figures qui ont été observées chez le *Cycadeoidea micromyela*, par exemple.

Chez les *Encephalartos*, on constate une disposition confuse de ces mêmes faisceaux, rappelant celles que M. Wieland a figurées chez le *Cycadeoidea ingens*. Enfin, dans les autres genres, les faisceaux pétiolaires sont groupés en 2; l'aspect des coupes transversales de leurs frondes diffère ainsi de tous ceux que l'on connaît chez les Bennettitales.

III. Structure des faisceaux pétiolaires.

Quoi qu'il en soit, ces différents faisceaux sont collatéraux, comme ceux des tiges correspondantes, mais, contrairement à ces derniers, ils possèdent en général, en dedans de leur bois centrifuge, une quantité plus ou moins importante d'éléments à parois lignifiées qui, en raison du sens de leur développement, ont été considérés par l'immense majorité des auteurs comme du bois centripète.

Cette dernière formation a notamment été indiquée chez le *Bennettites Gibsonianus* Carruthers, chez le *Cycadeoidea gigantea*, et, dernièrement, chez diverses espèces d'Amérique, en particulier chez le *Cycadeoidea dacotensis* Macbride⁵⁾.

Par contre, chez le *Cycadeoidea micromyela*, M. Lignier n'en a pas trouvé trace⁶⁾.

¹⁾ Wieland, American fossil Cycads, fig. 33 du texte.

²⁾ Seward, On *Cycadeoidea gigantea*, a new cycadean stem from the Purbeck beds of Portland. Quart. Journ. geol. Soc. London, vol. 53, 1897, pl. 5, fig. 18.

³⁾ Wieland, American fossil Cycads, fig. 31 et 33 du texte.

⁴⁾ Cf. Wieland, American fossil Cycads, fig. 33 du texte.

⁵⁾ Wieland, American fossil Cycads, p. 64, et fig. 34 du texte.

⁶⁾ Etude anatomique du *Cycadeoidea micromyela* (loc. cit.), p. 354.

On la retrouve dans les faisceaux des feuilles, chez les Cycadales actuelles, ainsi que l'a constaté pour la première fois Mettenius¹⁾. Et M. Scott en a découvert également des traces dans les pédoncules fructifères de diverses espèces vivantes (*Stangeria paradoxa*, *Bouenia spectabilis*, *Zamia Loddigesii*, *Ceratozamia mexicana* et *latifolia*)²⁾.

Essayons d'en préciser la signification morphologique, en nous aidant des données fournies par l'ontogénie, conformément à la loi de Serres. Et pour cela, rappelons-nous d'abord que, d'après les recherches de M. Chauveaud³⁾, l'évolution de l'appareil conducteur des plantes vasculaires, considérée dans sa totalité, est marquée principalement par la succession des phases suivantes: 1^o) la phase centrique (un ou plusieurs vaisseaux situés au centre d'un cercle de tubes criblés); — 2^o) la phase excentrique (un ou plusieurs groupes de vaisseaux situés entre le centre et la périphérie d'un cercle de tubes criblés); — 3^o) la phase alterne (plusieurs groupes de vaisseaux alternant avec autant de groupes de tubes criblés); — 4^o) la phase superposée (masses ligneuses centrifuges opposées à des masses libériennes centripètes); — 5^o) enfin la phase périphérique (chaque masse libérienne entourée par un anneau ligneux).

Ces diverses phases sont d'ailleurs reliées les unes aux autres par toutes sortes d'intermédiaires, et chacune d'elles peut caractériser l'état adulte de tel organe, chez une espèce donnée. En outre, certaines d'entre elles peuvent être supprimées, conformément au principe de l'accélération embryogénique.

Or, en suivant le développement ontogénétique de l'appareil conducteur chez le *Cycas Normanbyana* et chez plusieurs autres espèces du même genre, M. Chauveaud a précisément constaté des phénomènes d'accélération embryogénique particulièrement accusés. A la base des cotylédons non encore épanouis, les tubes criblés sont déjà en train de se résorber, ainsi que les premiers vaisseaux superposés. De plus, dans l'hypocotyle, la disposition superposée apparaît d'emblée, sans être précédée par aucune autre. Enfin, avant et pendant la formation du „bois centripète“ qui nous occupe, on remarque déjà dans les cotylédons un grand nombre de cloisonnements secondaires⁴⁾.

Ce „bois centripète“ constitue donc une formation plutôt tardive, postérieure en tout cas à la phase alterne de l'évolution de l'appareil conducteur, au cours de laquelle les masses ligneuses se

¹⁾ Beiträge zur Anatomie der Cycadeen. Abhandl. d. k. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., VII, 1860.

²⁾ D. H. Scott, The anatomical characters presented by the peduncle of *Cycadaceae*. Annals of Botany, vol. 11, no. 43, 1897, p. 399—418, et pl. 20, 21.

³⁾ G. Chauveaud, L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. Ann. sc. nat., Bot., 9^e Série, t. XIII, 1911, p. 229—254.

⁴⁾ G. Chauveaud, loc. cit., p. 292—294.

développent le plus souvent d'une manière centripète. Il ne saurait donc être comparé au bois centripète des racines, ni à celui des tiges fossiles telles que les *Sphenophyllum*, les *Lepidodendron*, les *Sigillaires* ou les *Poroxyton*¹⁾.

Il débute d'ailleurs, dans les plantules des Cycadales, à l'extrême sommet des cotylédons, sous la forme de quelques éléments larges et courts, à ponctuations très elliptiques. Les plus extrêmes d'entre ces éléments bordent même l'épiderme, dont les cellules, fortement allongées en face d'eux, constituent des sortes de stomates aquifères. Enfin les premiers tubes criblés n'apparaissent que beaucoup plus bas, pour entrer dans la composition des premiers faisceaux typiques²⁾.

D'autre part, parmi les Bennettitales, le *Cycadeoidea micro-myela*, qui est dépourvu de „bois centripète“ dans ses faisceaux pétioinaires, provient probablement du lias moyen. Il apparaît donc, au point de vue géologique, beaucoup plus ancien que les autres espèces indiquées comme possédant ce „bois centripète“ (*Cycadeoidea gigantea*, *dacotensis*, *Bennettites Gibsonianus*) (voir p. 134), puisque ces dernières proviennent, soit du jurassique supérieur, soit du crétacé inférieur.

Cette constatation d'ordre phylogénétique concorde d'une manière saisissante avec les résultats de l'ontogénie pour nous montrer le „bois centripète“ des frondes de Cycadophytes comme une formation surajoutée et tardive, indépendante de l'appareil conducteur typique.

La formation ainsi considérée semble comparable au tissu de transfusion des feuilles de Conifères, duquel on l'a d'ailleurs rapproché, au point de vue histologique³⁾. On sait que ce tissu de transfusion, qui doit servir à emmagasiner des réserves d'eau⁴⁾, se rencontre également chez les Angiospermes du genre *Persoonia* (famille des Protéacées), qui, par leur caractère xérophytique et leurs cotylédons aciculaires, en nombre supérieur à deux, font penser à beaucoup de Conifères⁵⁾.

¹⁾ Cf. G. Chauveaud, loc. cit., p. 293; — et: Le type cycadéen et la phylogénie des Phanérogames. Bull. soc. bot. France, 1912, p. 694—703.

²⁾ Cf. Matte, Sur le développement morphologique et anatomique des germi-nations des Cycadées. Mém. soc. linn. Normandie, 1908, p. 6, et pl. 4, fig. 3.

³⁾ Bernard, Le bois centripète dans les bractées et dans les écailles des Conifères. Beiträge zum bot. Centralbl., Bd. XXII, Heft III, 1907.

⁴⁾ Cf. notamment Geraldine Carter, A reconsideration of the origin of trans-fusion tissue. Annals of Botany, XXV, 1911, p. 975—982.

⁵⁾ Hill et de Fraine, The seedling-anatomy of *Persoonia lanceolata*. The new Phytologist vol. 11, no. 8, 1912.

IV. Les jeunes feuilles.

Outre les bases foliaires qui viennent d'être décrites, on connaît, dans divers spécimens de Bennettitales d'Amérique, de jeunes frondes admirablement conservées, dont M. Wieland a pu étudier l'organisation d'une manière très détaillée¹⁾. Cet auteur en a signalé notamment à l'extrémité distale de la superbe tige qui constitue le type du *Cycadeoidea ingens*. Les plus élevées, parmi ces dernières, étaient encore enfouies dans un massif d'écailles, alors que les autres, plus avancées, dépassaient légèrement ce massif.

Dans chacune des jeunes feuilles en question, le rachis était dressé, et les deux rangées latérales de pinnules se trouvaient repliées l'une contre l'autre du côté tourné vers l'axe de la tige. On sait qu'il en est de même chez les Cycadales actuelles appartenant aux genres *Macrozamia* et *Dioon*, tandis que dans les jeunes frondes des *Zamia*, dont chaque pinnule apparaît encore étalée dans un plan unique, et nullement enroulée sur elle-même, les rachis sont recourbés en crosse à leur extrémité distale, à un degré bien moins accentué, toutefois, que chez les Fougères.

Chez les Bennettitales d'Amérique étudiées par M. Wieland, comme chez les *Macrozamia* actuels, la croissance des pinnules s'effectuait bien plus rapidement que celle des rachis; le sommet de ces derniers se trouvait par conséquent, pour un temps tout au moins, en dessous de la terminaison ultime des frondes²⁾. Les coupes transversales prélevées dans cette région terminale rencontrent donc uniquement des folioles (cf. fig. 1). Dans l'une d'elles, M. Wieland a compté 38 paires de pinnules: c'est là le nombre le plus élevé qu'il lui ait été donné de constater dans le tronc de *Cyc. ingens* qui nous occupe.

Etant donné que ces 38 paires de pinnules se trouvaient très pressées les unes contre les autres, et que le rachis correspondant

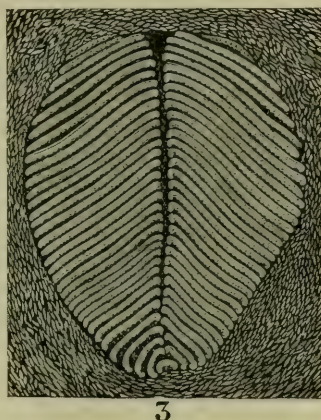


Fig. 1. *Cycadeoidea ingens*.
Coupe transversale d'une jeune fronde montrant les 2 rangées de pinnules repliées l'une contre l'autre du côté tourné vers l'axe de la tige (côté inférieur de la figure), et enfouies dans un massif d'écailles.
D'après Wieland.

¹⁾ Voir notamment: Wieland, American fossil Cycads, p. 81—104.

²⁾ Cf. Wieland, American fossil Cycads, fig. 48 et 49 du texte.

mesurait 5^{cm} de long. M. Wieland présume que la fronde dont elles faisaient partie a dû en posséder au total au moins une soixantaine de paires, et peut-être même plus de 100.

Considérons maintenant une coupe transversale de jeune fronde intéressant, non seulement les pinnules, mais aussi le rachis. Il est évident que, dans cette coupe, les sections les plus proches du rachis proviennent de la région basale des pinnules dont elles représentent les traces; tandis que les sections qui en sont le plus éloignées proviennent de la région apicale d'autres pinnules. Tout se passe, en somme, comme si l'on avait, dans chaque rangée, une série de sections transversales prélevées dans une seule et même pinnule, entre sa base et son sommet.

De plus, les nombres des faisceaux observés dans les diverses sections d'une même rangée correspondent approximativement à ceux que l'on pourrait évaluer sur les coupes successives d'une pinnule unique. On peut, de la sorte, en étudiant des coupes transversales de frondes, se faire une idée assez précise de la forme générale et de la nervation de leurs pinnules¹⁾.

Pour déterminer la forme de ces dernières: 1^o) On trace sur une feuille de papier une série de lignes verticales parallèles, séparées par une distance à peu près égale à celle qui sépare les faisceaux des pinnules considérées. — 2^o) On indique sur une de ces lignes, choisie comme ligne médiane, la longueur de la pinnule dont on recherche la forme, d'après celle de la coupe transversale de fronde utilisée comme document. — 3^o) On subdivise cette longueur en autant de parties égales qu'il existe de pinnules dans l'une des deux rangées latérales de la coupe de fronde considérée. — 4^o) Dans chacune de ces subdivisions, on trace, en commençant par la plus inférieure, des lignes horizontales destinées à indiquer les nombres de faisceaux correspondant aux diverses pinnules observées. — 5^o) Enfin on compte successivement, de chaque côté de la ligne médiane, des nombres d'autres lignes égaux à la moitié des différents nombres de faisceaux, puis on réunit les points ainsi déterminés par un trait continu.

On peut ensuite indiquer la nervation approximative de la pinnule en traçant des lignes correspondant à son nombre initial de faisceaux et en marquant une bifurcation de ces lignes pour chaque subdivision desdits faisceaux, jusque dans sa région la plus large.

D'après l'étude détaillée des jeunes frondes du *Cyc. ingens*, type, et leur comparaison avec celles des Cycadales actuelles, M. Wieland croit pouvoir conclure que les frondes adultes de cette espèce devaient mesurer environ 10 pieds de longueur.

¹⁾ Voir à ce sujet: Wieland, *American fossil Cycads*, p. 89, 97.

Dans un autre tronc de *Cyc. ingens* (No. 208), il a observé une dizaine de jeunes frondes non encore épanouies, réparties isolément parmi les vieilles bases de feuilles. Il en a été de même chez le *Cycadella ramentosa*, représentant d'un genre notablement plus ancien que le genre *Cycadeoidea*, mais ne différant de ce dernier que par des caractères plutôt secondaires.

Les organes fructificateurs chez les Bennettitales des Etats-Unis et chez les formes voisines d'Europe.

I. Organes femelles.

L'appareil reproducteur femelle des végétaux qui viennent d'être décrits a été observé pour la première fois par Carruthers en 1869, chez son *Bennettites Gibsonianus*. Plus tard, M. de Solms-Laubach l'a décrit en détails chez cette même espèce, dans un mémoire demeuré classique¹). Il y a découvert notamment les embryons dicotylédonés.

Plus tard encore, M. Lignier, dans un travail également classique²), a décrit une fructification analogue, connue sous le nom de *Bennettites Morierei* Saporta et Marion, qui, quoique non recueillie en place, semblerait, d'après des considérations récentes, devoir provenir du gault, c'est-à-dire de l'infracrétacé, et non pas de l'oxfordien, comme on l'avait prétendu³).

Depuis, M. Wieland a observé chez les Bennettitales d'Amérique un nombre considérable de strobiles construits sur le même plan que les précédents⁴). Un fragment de tige recueilli près d'Hermosa, South Dakota, sur la bordure orientale des Black Hills, et figuré sous le nom de *Cycadeoidea Wielandi* par M. M. Coulter et Chamberlain⁵), supportait à lui seul plus de 500 de ces strobiles, pourvus de graines.

¹) H. Graf zu Solms-Laubach, Über die Fruktifikation von *Bennettites Gibsonianus* Carr. Botanische Zeitung, vol. 48, 1890, p. 789—798, 805—816, 821—833, 843—847, et pl. 9, 10; — traduction anglaise dans les Annals of Botany, vol. 5, 1891, p. 419—452, et pl. 25, 26.

²) Lignier, Structure et affinités du *Bennettites Morierei*. Mém. Soc. linn. Normandie, vol. 18, 1^{er} fascicule, 1894, 76 p. et 6 pl.

³) Lignier, Le *Bennettites Morierei* ne serait-il pas d'origine infracrétacée? Bull. soc. linn. Normandie, 6^e série, 2^e vol., 1908—09, p. 214—220.

⁴) Wieland, A study of some american fossil Cycads, part. III: The female fructification of *Cycadeoidea*. American journal of Science, 4^e série, vol. VII, 1899; — American fossil Cycads, p. 107—137, et p. 147—149.

⁵) Morphology of Gymnosperms, 1 vol., Chicago, 1910, fig. 55.

Organisation générale. — Les strobiles du *Cyc. Wielandi* Ward comptent parmi les plus favorables pour l'étude. Comme ceux de tous les *Cycadeoidea*, ils sont portés au sommet de pédoncules assez courts, naissant à la périphérie des tiges, parmi les vieilles bases de feuilles, généralement à leur aisselle. Ces pédoncules sont recouverts par de nombreuses bractées simples et garnies de poils

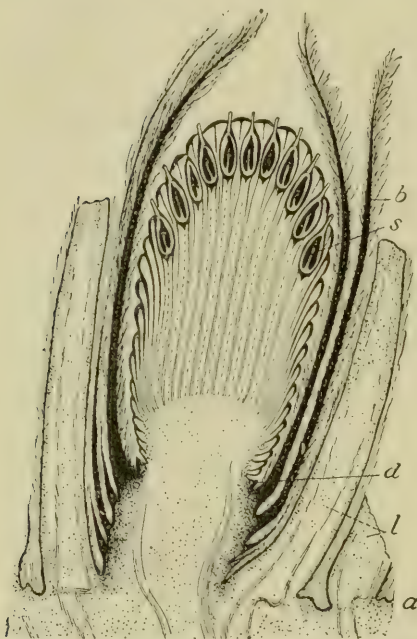


Fig. 2. *Cycadeoidea Wielandi*. Coupe longitudinale axiale d'une inflorescence femelle.

D'après Wieland.

a, limite externe de l'écorce; *l*, vieilles bases de feuilles; *b*, bractées chargées de poils écailleux; *d*, insertion de l'appareil mâle; *s*, graines.

analogues à ceux des bases foliaires. Ils se terminent à leur extrémité distale par un réceptacle peu proéminent, légèrement convexe, sur lequel s'insèrent des macrosporophylles sensiblement cylindriques, qui supportent à leur sommet une graine orthotrope, pourvue d'un long tube micropylaire (voir fig. 2).

Chaque macrosporophylle est entouré par 5 ou 6 sporophylles stériles, désignés fréquemment sous le nom d'écailles interséminales. Ces écailles, assez minces à leur base, augmentent ensuite graduellement d'épaisseur, et finissent par se déprimer sur chacune de leurs faces latérales, de manière à délimiter les espaces dans lesquels sont contenues les graines. Elles se terminent par autant de renflements polygonaux adjacents les uns aux autres, sauf en face des tubes micropylaires. Ces renflements constituent donc, autour de chaque strobile, un revêtement comparable à un

péricarpe, morphologiquement discontinu, mais pratiquement presque continu.

Les macrosporophylles et les écailles interséminales les plus centraux sont dirigés à peu près verticalement. Mais les autres apparaissent de plus en plus courts et de plus en plus recourbés du côté externe, à mesure que l'on s'avance vers la périphérie des strobiles. En outre, dans la partie inférieure de ces derniers, il n'existe que des sporophylles stériles, sans aucune trace de graines.

Il s'ensuit qu'une coupe transversale prise dans un des strobiles en question, à une distance convenable de son sommet, équivalait à

une série de coupes prélevées à des niveaux successifs dans un même macrosporophylle et dans les écailles interséminales correspondantes, les niveaux les plus inférieurs étant représentés dans la région centrale, et les plus élevés, dans la région périphérique¹⁾. Cette constatation correspond à celle qui a été formulée à propos des jeunes frondes et des pinnules (p. 138).

Structure anatomique. — Dans chacune des inflorescences ainsi organisées, la structure anatomique du pédoncule rappelle tout à fait, dans ses traits essentiels, celle du tronc sur lequel il s'insère.

Quant aux bractées, leur tissu fondamental est sclérifié, et elles possèdent de 3 à 5 faisceaux analogues à ceux des bases des feuilles disparues, mais très réduits. Ces faisceaux sont ordonnés dans un plan parallèle à la surface supérieure des bractées.

Les écailles interséminales comprennent un faisceau libéro-ligneux qui s'étend sur toute leur longueur, et elles sont entourées par une assise de petites cellules allongées, à parois très épaissies. La preuve que cette assise leur appartient véritablement réside dans ce fait qu'elle apparaît toujours double à leurs lieux de rencontre, tandis qu'elle demeure simple aux endroits où elles entrent en contact avec les macrosporophylles²⁾.

En outre, on remarque ça et là, à leur intérieur, de grandes cellules corticales, à parois épaisses, qui augmentent beaucoup en nombre et diminuent en longueur vers leur sommet. Finalement, leur expansion terminale devient formée de cellules lignifiées, courtes ou allongées, à membranes ornées d'épaississements scalariformes, et disposées en séries plus ou moins rayonnantes.

En somme, les écailles interséminales apparaissent bien, d'après leur organisation anatomique, comme des bractées modifiées. Cette idée se trouve renforcée par le fait que M. Lignier a observé jusqu'à 5 ou 6 faisceaux dans certaines de ces écailles, chez le *Bennettites Morierei*³⁾.

Les macrosporophylles possèdent un faisceau libéro-ligneux unique, entouré par une gaine de cellules bien distincte, en dehors de laquelle on observe une écorce sclérifiée. Les cellules de cette écorce, entre le sommet et la base des organes en question, diminuent graduellement de taille, tandis que leur nombre augmente.

Les graines (fig. 3) mesurent environ 5^{mm} de longueur, abstraction faite de leur tube micropylaire, et 3^{mm} de diamètre dans le sens radial; dans le sens tangentiel, ce diamètre se ramène parfois à 1^{mm} ou 1^{mm}, 5, par suite de compressions latérales. Enfin, le tube micro-

¹⁾ Wieland, American fossil Cycads, p. 111.

²⁾ Wieland, American fossil Cycads, p. 117, et fig. 61 du texte.

³⁾ Lignier, Structure et affinités du *Bennettites Morierei* (loc. cit.), p. 61, 62.

pylaire, dont la longueur atteint à peu près 2^{mm}, se projette légèrement au delà de la gaine constituée par les sommets dilatés des écailles interséminales.

Ces dimensions se trouvent grandement dépassées dans le cas de deux strobiles de Bennettitales de l'Albien que M. Fliche a rapportés à un genre particulier, le genre *Amphibennettites*. L'un de ces strobiles (*A. Bleicheri*) mesurait en effet 8^{mm} de long sur 3^{mm} de large, et l'autre (*A. Renaulti*), 11^{mm} de long sur 4^{mm},5 de large¹⁾.

La masse libéro-ligneuse de chaque macrosporophylle se termine à son sommet par une région chalazienne en forme de plateau, constituée par des cellules scalariformes dont les plus externes se continuent dans la paroi du nucelle de la graine correspondante. Quant à sa masse libérienne et à la gaine qui l'entoure, elles sont prolongées par les deux couches tégumentaires de cette même graine. Enfin, la continuation de son écorce constitue, non pas une troisième couche tégumentaire, mais plutôt une sorte de coupe qui s'amincit de plus en plus, entre sa base et son sommet, et recouvre la graine, dans sa partie inférieure.

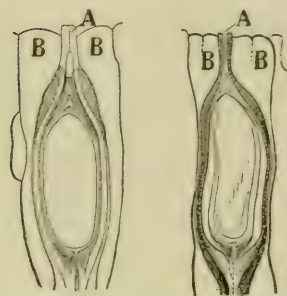


Fig. 3. A gauche, coupe longitudinale d'une graine de *Bennettites Morierei*.

D'après Lignier.

A droite, coupe longitudinale d'une graine de *Cycadeoidea Wielandi*.

D'après Wieland.

A, tube micropylaire;

B, écailles interséminales.

La couche externe du tégument de cette dernière comprend de grandes cellules très sclérifiées. La paroi de son nucelle se prolonge dans son tube micropylaire, dont elle constitue la couche la plus interne. Plus à l'intérieur, on remarque enfin parfois une membrane de macrospore.

La structure de la paroi des graines, telle qu'elle vient d'être décrite, se maintient sans modification appréciable dans toute leur étendue.

On la retrouve, à quelques nuances près, chez toutes les Bennettitales, chez celles d'Europe comme chez celles d'Amérique. Beaucoup des variations de structure signalées dans les graines qui nous occupent semblent correspondre tout simplement à des modes de fossilisation différents²⁾.

M. Wieland a eu l'occasion d'observer, chez les Bennettitales d'Amérique, des milliers d'embryons dicotylédones très bien conservés,

¹⁾ Fliche, Etudes sur la flore fossile de l'Argonne. Bull. Soc. sc. Nancy, série II, t. 14, fasc. 30, 1895.

²⁾ Wieland, A study of some american fossil Cycads, part V: Further notes on seed structures. American Journal of Science, vol. 32, 1911, p. 135, 137 et suiv.

et analogues à ceux des *Bennettites Morieri* et *Gibsonianus*. En outre, détail du plus haut intérêt, il a remarqué dans des coupes de jeunes graines de *Cycadeoidea Wielandi*, à l'intérieur du nucelle, un tissu qu'il a interprété comme un proembryon, comparable à celui du *Ginkgo biloba*. Ce tissu est constitué par de grandes cellules arrondies, et parfois aussi par des traînées irrégulières de cellules plus petites, qui pourraient représenter les premiers stades du développement embryonnaire¹⁾. Il serait bien désirable que ces données, malheureusement fort incomplètes encore, sur l'embryogénie des Bennettitales, fussent complétées dans la suite. La connaissance détaillée de cette embryogénie permettrait en effet d'écrire l'un des chapitres les plus passionnants de la Paléontologie végétale²⁾.

Autres formes.

— Dans certaines autres formes d'Amérique, le réceptacle des strobiles, au lieu d'être hémisphérique ou plus ou moins aplati, comme chez le *Cycadeoidea Wie-*

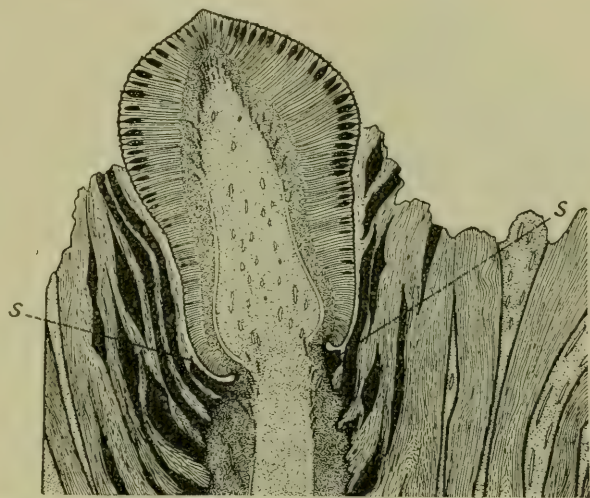


Fig. 4. *Cycadeoidea Marshiana*. Coupe longitudinale d'un strobile femelle. s, base de l'appareil mâle correspondant. D'après Wieland.

landi, se trouvait très allongé et sensiblement piriforme. Il en était ainsi, par exemple, chez le *Cyc. Marshiana* (fig. 4).

Dernièrement, M. Seward a décrit, sous le nom de *Williamsonia scotica*, une forme nouvelle de strobile analogue à celles qui viennent d'être décrites³⁾. Cette forme provient d'Eathie, près Cromarty, sur la côte orientale du Sutherland (Ecosse); bien qu'elle n'ait pas été rencontrée en place, M. Seward présume qu'elle appartient à l'étage kimmeridgien, comme la grande majorité des autres plantes fossiles du Sutherland. En tout cas, elle se trouve représentée par 2 échantillons, savoir: le type, conservé au „Royal scottish Museum“ d'Edinburgh, et sa contrepartie, conservée au „British Museum“.

¹⁾ Wieland, American fossil Cycads, p. 124, 125, et pl. 30.

²⁾ Ibid., p. 126.

³⁾ A petrified *Williamsonia* from Scotland. Phil. Trans. roy. Soc. London vol. 203, 1912, p. 101—122, et pl. 9—12.

Le strobile en question mesure 11^{cm} de longueur à partir du sommet de sa bractée la plus longue, et sa largeur maximum atteint 6^{cm}. Ses diverses bractées, dont certaines dépassaient de beaucoup le sommet de sa région centrale fertile, étaient recouvertes par de nombreux poils. Ces poils, qui devaient atteindre plusieurs centimètres de longueur, comprenaient une ou plusieurs petites cellules basilaires, qui se continuaient par autant d'autres cellules très longues, non coalescentes, et généralement indivises.

L'axe du *W. scotica*, qui mesure environ 1^{cm},5 de diamètre, se termine par un réceptacle conique, supportant de jeunes macrosporophylles et des écailles interséminales.

Ses bractées possèdent plusieurs faisceaux libéro-ligneux, et leur épiderme inférieur s'est montré pourvu de stomates, situés au fond de fossettes plus ou moins profondes, comme ceux des Cycadales actuelles. Il importe, à ce propos, de rappeler que des stomates ont également été signalés dans les bractées et les écailles interséminales du *Bennettites Morierei*¹⁾, ainsi que dans les bractées du *Bennettites Gibsonianus*²⁾.

Le strobile ainsi constitué était très probablement porté par une branche latérale de tige, soit à son extrémité, soit d'une manière axillaire. Sa caractéristique la plus nette, en tout cas, est la structure de ses poils, très différents des écailles signalées chez les Bennettitales d'Amérique et chez de nombreuses Fougères actuelles, mais, par contre, rappelant beaucoup les poils de diverses Cycadales vivantes telles que le *Dioon edule* et plusieurs *Encephalartos*, par exemple.

II. Organes mâles.

Il semble que la grande majorité, sinon la totalité, des strobiles de Bennettitales d'Amérique et d'Europe que nous venons d'étudier étaient hermaphrodites, car on observe très souvent, entre leurs dernières bractées et leurs premières écailles, un court appendice annulaire qui représente la trace d'un appareil mâle détaché³⁾.

¹⁾ Lignier, Structure et affinités du *Bennettites Morierei* (loc. cit.), p. 18, et pl. I, fig. 8, 9; — Stomates des écailles interséminales chez le *Bennettites Morierei*. Bull. soc. bot. France, 1912, p. 425—428.

²⁾ Barber, op. cit. in Scott, Studies in fossil botany, 2^e éd., p. 571. A propos des stomates des feuilles végétatives des Cycadophytes, voir en outre: Hamshaw Thomas et Nellie Bancroft, On the cuticles of some recent and fossil cycadean fronds. Trans. Linn. Soc. London, vol. VIII, part 5, 1913, p. 155—200, et pl. 17—20.

³⁾ Cf. Wieland, American fossil Cycads, p. 114, et pl. 31, fig. 2.

Toutefois, chez son *Williamsonia scotica*, M. Seward croit pouvoir affirmer que cet appareil n'a jamais existé¹⁾.

Le premier indice d'organes mâles, dans la série qui nous occupe, a été constaté, sous la forme de grains de pollen, par Capellini et M. de Solms-Laubach, chez leur *Cycadeoidea etrusca*²⁾.

Mais c'est M. Wieland qui, en étudiant l'échantillon-type du *Cycadeoidea ingens*, a fait connaître pour la première fois d'une manière précise l'appareil que nous allons décrire³⁾.

Ce dernier était constitué, dans chaque strobile, par un verticille de frondes simplement pinnées, à pinnules alternes, et coalescentes à leur base sur une certaine étendue (fig. 5, 6, 7).

Le rachis principal de ces frondes se dilatait à son sommet, et ses pinnules, dépourvues de limbe, supportaient 2 rangées de synangia, constitués comme ceux des Fougères actuelles du genre *Marattia*.

Dans leur jeune âge, les frondes en question se trouvaient repliées une seule fois du côté interne, de manière que leur moitié supérieure soit appliquée par sa face dorsale contre le strobile femelle correspondant (fig. 5, 6). Mais leurs pinnules n'étaient jamais enroulées sur elles-mêmes comme dans les jeunes frondes de Fougères; elles étaient simplement repliées vers l'intérieur de 90° par rapport à la position qu'elles devaient occuper à l'état adulte. Les 2 rangées qu'elles constituaient se trouvaient de la sorte appliquées l'une contre l'autre dans l'un des plans de symétrie du strobile femelle.

Chez le *Cycadeoidea dacotensis*, par exemple, chacune des frondes ainsi organisée, longue d'environ 10^{cm}, comprenait une vingtaine de

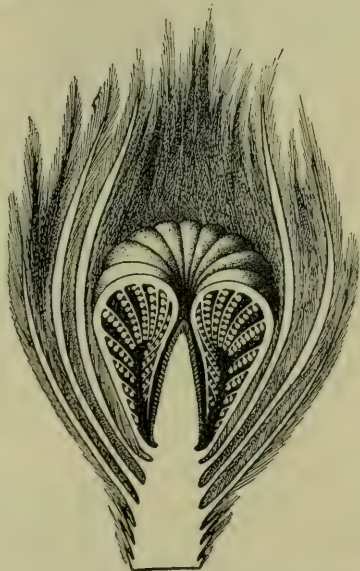


Fig. 5. *Cycadeoidea dacotensis*. Coupe longitudinale schématique d'une inflorescence, montrant les frondes mâles encore repliées sur leur face ventrale, autour du strobile femelle incomplètement développé. D'après Wieland.

¹⁾ Seward, A petrified *Williamsonia* from Scotland (loc. cit.), p. 108.

²⁾ Voir Wieland, American fossil Cycads, p. 139—141 (traduction anglaise d'un passage du mémoire de Capellini et M. de Solms-Laubach publié en 1892, en langue italienne).

³⁾ Wieland, A study of some american fossil Cycads, part I: The male flower of *Cycadeoidea* (American journal of science, 4^e série, vol. 7, 1899), et part IV: On the microsporangiate fructification of *Cycadeoidea* (Ibid., vol. 11, 1901). — Voir aussi: American fossil Cycads, p. 143—167.



Fig. 6. *Cycadeoidea dacotensis*. Coupe longitudinale schématique d'une inflorescence bisexuée, montrant à gauche une jeune fronde mâle, encore repliée sur sa face ventrale, — et à droite une autre fronde mâle, complètement développée.
D'après Wieland.



Fig. 7. *Cycadeoidea ingens*. Reconstitution d'une inflorescence bisexuée, en coupe à peu près longitudinale. On remarque, autour du strobile femelle qui termine le pédoncule fructifère, un verticille de frondes mâles coalescentes à leur base, et, en dessous de ce dernier, un certain nombre de bractées garnies de poils.
D'après Wieland.

paires de pinnules, dont les plus importantes mesuraient à peu près 1^{cm},5 de longueur et supportaient une dizaine de synangia dans chaque rangée.

La paroi de ces synangia (fig. 8) se composait d'une assise externe de cellules palissadiques à membranes très épaissies. L'assise en question atteignait sa largeur maximum juste au-dessus de la base d'insertion de chaque synangium. A son intérieur, on observe de petites cellules à parois minces, en continuité avec le tissu de cette base d'insertion. Du côté interne, les loges, au nombre de 10 ou 20 dans chaque rangée, sont limitées par plusieurs assises de petites cellules suivant leurs lignes de contact, et par une seule dans le reste de leur étendue.



Fig. 8. *Cycadeoidea dacotensis*. Coupes d'un synangium. A, coupe transversale légèrement oblique. B, coupe longitudinale perpendiculaire à la commissure des valves. D'après Wieland.

M. Wieland a étudié avec grand soin les grains de pollen contenus dans ces synangia. Il a observé à leur surface diverses lignes, dont certaines pourraient bien correspondre à des limites de cellules. Dans un de ceux du *Cycadeoidea dacotensis*, le nombre de ces cellules semble s'élever à 5.

Il y aurait donc, dans ce cas, une réduction du prothalle interne mâle plus grande que chez les Cordaïtes, mais moindre que chez les Gymnospermes¹⁾.

L'appareil mâle qui vient d'être décrit arrivait toujours à maturité avant le strobile femelle correspondant. Les grains de pollen devaient donc conserver leur faculté germinative jusqu'à la maturation des ovules, à moins que la fécondation ne se soit effectuée entre pollen et ovules appartenant à des inflorescences différentes.

La taille des fructifications de Bennettitales, ainsi que le nombre de leurs microsporophylles, variaient dans des proportions

¹⁾ Wieland, American fossil Cycads, p. 161, et pl. 31, fig. 4.

notables. Certaines d'entre elles, considérées tout d'abord comme de jeunes fructifications, sont adultes en réalité, quoique très petites¹⁾.

Il en était ainsi, par exemple, pour celles qui ont été observées sur un certain tronc ramifié de *Cycadeoidea Marshiana* figuré par M. Wieland²⁾. Ces dernières possédaient seulement 11 ou 12 microsporophylles, tandis que les grandes fleurs du *Cycadeoidea dacotensis*, par exemple, en possédaient jusqu'à 18 ou 20.

Chez le *Cycadeoidea nana* Ward, de Minnekahta, dont la tige s'est montrée pourvue de 4 ramifications, M. Wieland a observé une inflorescence qui mesurait environ 2^{cm} de long contre 1 de diamètre; tandis que, chez le *Cyc. Wielandi*, par exemple, les organes correspondants atteignaient une longueur de 4^{cm} ou 4^{cm},5. Le réceptacle de cette inflorescence se trouvait très aplati, comme ceux du *Cyc. Wielandi*.

Les *Cyc. Marshiana* et *nana* se montrent donc à la fois très ramifiés et pourvus de fleurs très petites.

Toutes ces variations suffisent pour montrer que l'on ne saurait, jusqu'à nouvel ordre, déterminer d'une manière précise et définitive les différents genres et les différentes espèces de Bennettitales³⁾. Néanmoins, les progrès déjà réalisés dans cette voie permettent d'espérer que l'on réussira à combler bien des lacunes et à dissiper bien des équivoques. M. Wieland, depuis l'apparition de son magistral ouvrage⁴⁾, a d'ailleurs annoncé la publication prochaine d'une étude taxonomique des Cycadophytes fossiles d'Amérique⁵⁾, qui sera évidemment d'un intérêt primordial pour les paléobotanistes.

Cycadophytes d'Europe étudiées par M. Nathorst.

En Europe, il n'existe pas de gisement de Cycadophytes silicifiées comparable à ceux d'Amérique. Néanmoins, M. Nathorst a su découvrir dans cette portion de l'Ancien continent une grande variété de fructifications, conservées à l'état d'empreintes, et dont il a réussi à étudier l'organisation grâce à une technique spéciale.

¹⁾ Wieland, A study of some american fossil Cycads, part VI: On the smaller flower-buds of *Cycadeoidea*. American journal of science, 4^e série, vol. 33, 1912, p. 73—91.

²⁾ American fossil Cycads, pl. 7, 8.

³⁾ Cf. Wieland, American fossil Cycads, p. 176.

⁴⁾ American fossil Cycads.

⁵⁾ Wieland, Historic fossil Cycads. American journal of science, 4^e série, vol. 25, 1908, p. 94.

Williamsonia Carruthers.

Un bon nombre de ces formes, provenant des terrains jurassiques de la côte du Yorkshire, où fut rencontré jadis le *Williamsonia gigas* Morris, sp., si savamment reconstitué par Williamson¹⁾, ont été classées également dans le genre *Williamsonia*. Une partie d'entre elles, représentées uniquement par des organes mâles, et dont nous nous bornerons à signaler les principales, ont été recueillies aux environs de Whitby, dans la partie la plus profonde de la formation désignée sous le nom de „lower estuarine series“ par les géologues anglais.

Chez le *Will. spectabilis* Nathorst²⁾, par exemple (fig. 9), connu tout d'abord dans la seule région de Whitby, puis également à Marske Quarry, les microsporophylles supportaient des pennes latérales dépourvues de limbe, et fixées, non pas sur leurs bords extrêmes, mais auprès de leur nervure médiane, sur leur face supérieure. Sur ces pennes s'inséraient des synangia distribués et construits comme chez les *Cycadeoidea* d'Amérique.

En somme, abstraction faite de la bordure de limbe que possédaient leurs rachis principaux, les microsporophylles du *Will. spectabilis* rappellent beaucoup ceux des *Cycadeoidea*, dans leurs traits essentiels.

Chez le *Will. whitbiensis* Nathorst³⁾ (fig. 10, 15), les microsporophylles, qui apparaissent au nombre de 15 dans le spécimen-type, sont indivis et coalescents à leur base sur une moitié de leur longueur environ. Ils possèdent en outre, d'un bout à l'autre de leur face supérieure, de

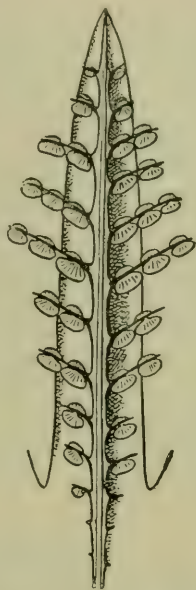


Fig. 9. Représentation schématique d'un microsporophylle de *Williamsonia spectabilis*, vu par sa face supérieure.
D'après Nathorst.

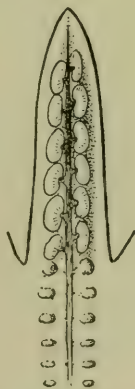


Fig. 10. Représentation schématique d'un microsporophylle de *Williamsonia whitbiensis*, vu par sa face supérieure.
D'après Nathorst.

¹⁾ Williamson, Contributions towards the history of *Zamia gigas*. Trans. linn. soc., vol. 26, 1870.

²⁾ Nathorst, Paläobotanische Mitteilungen: 8. Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar, Bd. 45, No. 4, 1909, p. 6—8; — et 9, Ibid., Bd. 46, No. 4, 1911, p. 5—8; — Die Mikrosporophylle von *Williamsonia*. Arkiv för Botanik, Bd. 12, No. 6, 1912, 8 p. et 1 pl.

³⁾ Nathorst, Paläobotanische Mitteilungen: 9 (loc. cit.), p. 9—14.

chaque côté de leur axe de symétrie, une série longitudinale de synangia qui, dans leur région basale, demeurent stériles et rudimentaires. Tout se passe donc comme si chacune des pennes du *Will. spectabilis* s'était réduite, chez le *Will. whitbiensis*, à un synangium unique.

Chez le *Will. setosa* Nathorst¹⁾, les microsporophylles, au nombre d'au moins 21 dans chaque fructification, semblent avoir été indépendants les uns des autres dans toute leur étendue. En outre, ces organes se trouvaient à l'origine enroulés en spirale à leur sommet: à ce point de vue, ils rappelaient davantage les frondes des Fougères que ne le faisaient les jeunes microsporophylles des *Cycadeoidea*, lesquels se recourbaient une seule fois.

D'autres *Williamsonia* du Yorkshire étudiés par M. Nathorst proviennent de la „middle estuarine series“ de Cloughton Wyke, c'est-à-dire d'un niveau plus élevé que ceux de Whitby. Ils sont représentés, non seulement par des fleurs mâles, mais aussi par des fleurs femelles.

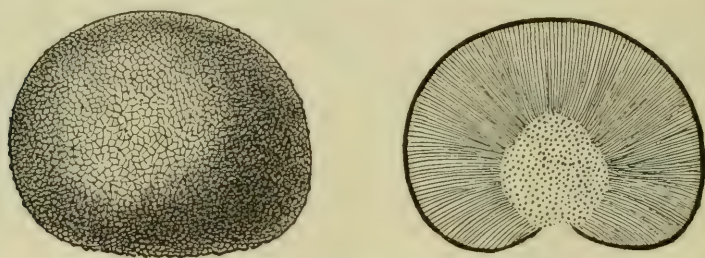


Fig. 11. *Williamsonia Leckenbyi*. Fleur femelle reconstituée, et vue de profil à gauche, et en coupe longitudinale à droite. D'après Nathorst.

Parmi eux, les fleurs mâles du *Will. pecten* Leckenby, sp. (ex parte)²⁾, sont construites sur le même plan fondamental que celles du *Will. whitbiensis*; toutefois, leurs jeunes microsporophylles se trouvaient davantage enroulés au sommet que ceux de cette dernière espèce.

Les fleurs femelles qui portent le nom de *Williamsonia Leckenbyi* Nathorst³⁾ (fig. 11) ont offert 3 zones nettement distinctes: une interne, représentant le réceptacle; une moyenne, représentant l'ensemble des macrosporophylles et des écailles interséminales; et une externe, constituée par les sommets dilatés de ces dernières.

Un autre fossile de Cloughton Wyke, désigné sous le nom de *Will. pyramidalis* Nathorst⁴⁾, est représenté principalement par un

¹⁾ Nathorst, Paläobotanische Mitteilungen: 9 (loc. cit.), p. 17—18.

²⁾ Nathorst, Paläobotanische Mitteilungen: 9 (loc. cit.), p. 19—21

³⁾ Ibid., p. 21—24.

⁴⁾ Nathorst, Paläobotanische Mitteilungen: 9 (loc. cit.), p. 24—26.

strobile femelle, pourvu d'un prolongement conique dans sa partie supérieure (fig. 12). Dans la région inférieure de ce strobile, les macrosporophylles et les écailles inter-séminales, au lieu d'être recourbés vers le bas comme chez le *Will. Leckenbyi*, se trouvaient au contraire relevés vers le haut.

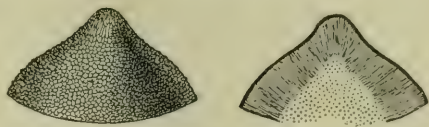


Fig. 12. *Williamsonia pyramidalis*. Fleur femelle reconstituée, et vue de profil à gauche, et en coupe longitudinale à droite. D'après Nathorst.

Le strobile ainsi constitué gisait sur un microsporophylle pourvu de synangia très nets, et qui, d'après M. Nathorst, pourrait fort bien lui avoir appartenu. Dans cette hypothèse, les inflorescences du *Will. pyramidalis* auraient été hermaphrodites, comme celles des *Cycadoidea* d'Amérique.

Weltrichia Fr. Braun.

M. Nathorst a en outre précisé nos connaissances relativement aux inflorescences mâles connues sous le nom de *Weltrichia mirabilis* Fr. Braun¹⁾. Chez cette forme, dont le spécimen-type se trouve actuellement au „naturhistorisches Reichsmuseums“ de Stockholm, il a constaté que les sortes de „dents“ remarquées par Braun au bord de certains microsporophylles représentaient des synangia. Ces derniers, lancéolés ou linéaires-lancéolés, qui mesurent environ de 5 à 8^{mm} de long, et, à leur base, 2^{mm} de large, étaient, non pas plongés dans le tissu des microsporophylles, comme l'a cru M. Schuster²⁾, mais disposés comme chez les *Williamsonia spectabilis* et *whitbiensis*, et chez les *Cycadocephalus*, dont il va être question. Ils étaient en effet situés sur la face supérieure des microsporophylles, de chaque côté de leur nervure médiane, et allongés perpendiculairement à leur surface (fig. 15). Ceci suffit à expliquer que, dans les diverses fleurs qui nous occupent, ils ne dépassent pas les bords des microsporophylles médians, lesquels montrent sur les empreintes la totalité de leur face dorsale aplatie.

On retrouve une disposition analogue chez le *Weltrichia Fabrei* Saporta, que M. Schuster considère, non sans raison peut-être, comme un *Williamsonia*³⁾.

¹⁾ Nathorst, Paläobotanische Mitteilungen: 8 (loc. cit.), p. 28, 29; — Bemerkungen über *Weltrichia*. Arkiv för Botanik, Bd. 11, No. 7, 1911, 9 p, 1 pl.

²⁾ *Weltrichia* und die Bennettitales. Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar, Bd. 46, No. 11, 1911.

³⁾ Nathorst, Bemerkungen über *Weltrichia* ... (loc. cit.), p. 5.

Cycadocephalus Nathorst.

Un autre genre de fructifications mâles de Bennettitales a été désigné par M. Nathorst sous le nom de *Cycadocephalus* (fig. 13, 15) et subdivisé en deux espèces, les *C. Sewardi* et *minor*¹⁾.

L'unique fleur de *C. Sewardi* que l'on connaisse a été recueillie dans le rhétien inférieur des environs de Bjuf (Scanie). Elle mesure environ 10^{cm} de long contre 7 de large, et semble posséder 16 ou 18 microsporophylles, coalescents seulement aux environs immédiats de leurs extrémités proximales. Chacun de ces microsporophylles sup-

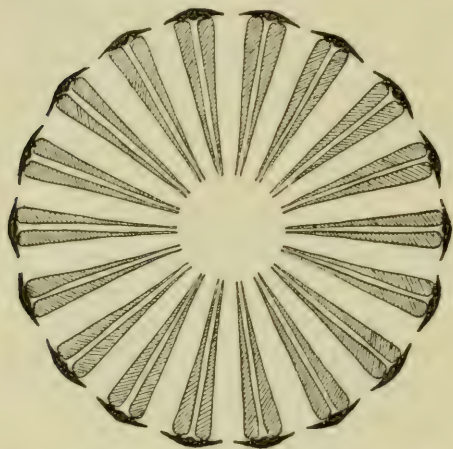


Fig. 13. Diagramme représentant une fleur de *Cycadocephalus* en coupe transversale. Les sporophylles sont représentés en noir et les synangia sont indiqués par des hachures. D'après Nathorst.

porte en outre, de chaque côté de sa nervure médiane, une rangée de synangia coniques, longs de 20 à 30^{mm}, dirigés vers le centre de la fleur, et à l'intérieur desquels M. Nathorst a réussi, grâce à des réactions chimiques appropriées, à observer des masses de spores ordonnées en séries transversales, et sur plusieurs assises dans le sens de l'épaisseur. Mais on ignore le mode de déhiscence de ces synangia, ainsi que celui de leurs loges.

Le *C. minor* est connu d'après une fleur recueillie aux environs de Billesholm, à un niveau stratigraphique un

peu plus élevé que celui du *C. Sewardi*. Cette fleur mesure seulement 45^{mm} de long contre 28^{mm} de large. Ses spores semblent complètement développées, de sorte que le *C. minor* constitue bien une forme distincte, et non pas un état jeune du *C. Sewardi*.

Le genre *Cycadocephalus* rappelle tout à fait les *Cycadeoidea*, les *Williamsonia* et les *Weltrichia* par la disposition de ses synangia. Mais ces derniers diffèrent profondément par leur structure de ceux des *Cycadeoidea* et des *Williamsonia*. Ils sont constitués comme des

¹⁾ Nathorst, Beiträge zur Kenntnis einiger mesozoischen Cycadophyten. Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar, Bd. 36, No. 4, 1902, p. 7; — Paläobotanische Mitteilungen: 8 (loc. cit.), p. 27, 28, — et: 11, Zur Kenntnis der *Cycadocephalus*-Blüte. Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar, Bd. 48, No. 2, 1911, 12 p., 2 pl.

synangia du type *Cycadeoidea* dont les loges radiales auraient été subdivisées en plusieurs rangées par des septa perpendiculaires à leurs deux parois latérales (fig. 14). En outre, leurs microspores présentent une symétrie radiaire, alors que celles des autres formes qui viennent d'être signalées présentent une symétrie bilatérale.

Si ces différences n'existaient pas, on serait tenté de voir dans ces diverses formes une série continue, illustrée principalement par les types *Cycadocephalus*, *Weltrichia*, et *Williamsonia whitbiensis* (fig. 15), et caractérisée par une réduction progressive dans la taille des synangia ¹⁾.

Quoi qu'il en soit, il peut sembler étrange, à première vue, que, chez les formes en question, les synangia soient situés sur la face supérieure des microsporophylles, et non sur leur face inférieure, comme cest le cas pour les sporangés et les synangia des Fougères et des Cycadales actuelles, par exemple. Mais l'étonnement à cet égard diminue quand on se rappelle que, dans les frondes des Cycadales actuelles, les pinnules s'insèrent très près de la face supérieure des rachis principaux, et qu'il en était de même dans les feuilles des Cycadophytes fossiles qui, vraisemblablement, correspondent aux fleurs qui nous occupent (*Zamites*, *Otozamites*, *Ptilophyllum*) ²⁾. Dans ces dernières, les pinnules arrivent même à recouvrir presque complètement la face supérieure des rachis principaux.

Si l'on considère maintenant les microsporophylles des fleurs qui viennent d'être étudiées comme des rachis principaux, dont les pennes, très modifiées, seraient représentées par les synangia, on



Fig. 14. Synangium de *Cycadocephalus*: à gauche, en coupe longitudinale horizontale; — à droite, en coupe verticale. D'après Nathorst.

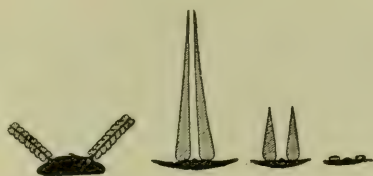


Fig. 15. Coupes transversales schématiques de microsporophylles appartenant, de gauche à droite: 1°) Au genre *Cycadeoidea*; 2°) au genre *Cycadocephalus*; 3°) au genre *Weltrichia*; 4°) au *Williamsonia whitbiensis*. — Les sporophylles sont figurés en noir, et leurs synangia sont remplis de hachures. D'après Nathorst.

¹⁾ Nathorst, Paläobotanische Mitteilungen: 11 (loc. cit.), p. 10.

²⁾ Cf. Nathorst, Die Mikrosporophylle von *Williamsonia* (loc. cit.), fig. 1—4.

conçoit fort bien que les rachis de telles frondes fertiles dont les pennes se trouvaient insérées très près de leur face supérieure aient pu à un certain moment devenir largement ailés dans leur région dorsale, de manière à présenter les aspects décrits dans les lignes qui précèdent ¹⁾.

Wielandiella Nathorst.

M. Nathorst a encore fait connaître dans le rhétien de la Scanie, sous le nom de *Wielandiella*, un autre genre de *Bennettitales* très différent des précédents, et comprenant jusqu'à nouvel ordre 2 espèces (*W. angustifolia* et *punctata*) ²⁾.



Fig. 16. Reconstitution du *Wielandiella angustifolia* Nathorst. A droite, les feuilles n'ont pas été figurées, afin que l'on remarque les bractées entourant chaque inflorescence. En outre, à l'angle de la première dichotomie de la tige, un certain nombre de bractées ont été supprimées pour que l'on puisse voir l'inflorescence elle-même. D'après Nathorst.

La première de ces espèces, qu'il avait placée autrefois dans le genre *Williamsonia* ³⁾, possédait des tiges étroites, plusieurs fois bifurquées, et pour-

vues, à l'angle de chacune de leurs bifurcations: 1^o) d'une fleur hermaphrodite entourée par des bractées, — 2^o) et, un peu au-dessous de cette fleur, d'un bouquet de feuilles du type *Anomozamites minor* (fig. 16). En dehors de ces régions, le long des espaces interfloraux, il semble que les tiges en question aient également possédé d'autres feuilles, ça et là.

En tout cas, chacune des fleurs du *W. angustifolia* comprenait à sa base un verticille de microsporophylles longs de 2^{mm}, 5 à 3^{mm} seulement, pressés contre son axe, et auxquels correspondent de nombreux grains de pollen. Il est probable que ces microsporophylles s'épanouissaient à maturité, de manière à occuper une position plus ou moins proche de l'horizontale.

¹⁾ Nathorst, Die Mikrosporophylle von *Williamsonia* (loc. cit.), p. 3—5.

²⁾ Nathorst, Paläobotanische Mitteilungen: 8 (loc. cit.), p. 21—26. — Dans ce mémoire, M. Nathorst avait appelé le genre en question *Wielandia*, mais, ce nom appartenant déjà à une plante vivante, il lui a substitué, dans une note à part, datée du 7 janvier 1910, celui de *Wielandiella*.

³⁾ Nathorst, Beiträge zur Kenntnis einiger mesozoischen Cycadophyten (loc. cit.), p. 9.

Au-dessus de l'appareil mâle ainsi constitué, s'élevait un strobile femelle construit sur le même plan fondamental que celui des *Cycadeoidea* et des *Williamsonia*.

Le *W. punctata*, rencontré aux environs d'Hyllinge, dans un horizon un peu inférieur à celui d'où provient le *W. angustifolia*, est représenté par un fragment de tige dichotome, à côté duquel gisaient 2 portions d'un verticille d'au moins 20 microsporophylles, coalescents dans leur partie inférieure, mais paraissant libres à leurs sommets. Ces 2 sortes d'organes doivent avoir appartenu à la même plante, d'après les rapports de position dans lesquels ils ont été rencontrés.

Ainsi, les *Wielandiella*, par la dichotomie répétée de leurs tiges et la petite taille de leurs microsporophylles, diffèrent notablement des diverses Bennettitales dont il avait été question jusqu'ici. Il est intéressant de constater à ce propos qu'il sont géologiquement plus anciens que ces dernières. Ils proviennent en effet de la base du rhétien inférieur de la Suède. Le genre *Cycadocephalus* provient d'un niveau un peu moins ancien, qui, toutefois, se range également dans le rhétien inférieur. Le genre *Weltrichia* est aussi d'âge rhétien. Mais les *Williamsoniées* d'Angleterre proviennent de l'oolithe inférieure. Quant aux *Cycadeoidea*, ils n'apparaissent guère avant le wealdien.

Il est impossible d'écrire actuellement dans tous ses détails l'histoire phylogénétique de ces différents types, mais il importe de souligner dès maintenant leur extrême variété, qui fait pressentir chez les Cycadophytes mésozoïques un polymorphisme comparable à celui qu'ont atteint de nos jours les Angiospermes¹⁾.

Cycadocarpidium Nathorst.

D'autres formes des temps secondaires se rapprochent plus ou moins des Cycadales actuelles²⁾. Tel est le genre *Cycadocarpidium*, subdivisé en 3 espèces, les *C. Erdmanni* Nath., *Swabii* Nath. et *redivivum* Nath., dont on ne connaît que des fructifications femelles³⁾.

Le *C. Erdmanni* a été rencontré en Scanie, à Bjuf et à Hyllinge, dans la zone à *Camptopteris spiralis*, qui fait partie du rhétien inférieur.

¹⁾ Cf. Nathorst, Paläobotanische Mitteilungen: 8, p. 31.

²⁾ Voir, pour ces formes: Nathorst, Beiträge zur Kenntnis einiger mesozoischen Cycadophyten (loc. cit.).

³⁾ Ibid., p. 8; — et Paläobotanische Mitteilungen, 10: Über die Gattung *Cycadocarpidium* nebst einigen Bemerkungen über *Podozamites*. Kungl. Svenska Vetenskaps-akad. Handlingar, Bd. 46, No. 8, 9 p., 1 pl.

Ses macrosporophylles, longs de 12 à 13^{mm}, ressemblent tout à fait à des feuilles végétatives. Leur limbe, pourvu de 4 à 6 nervures, mesurait environ 9^{mm} de longueur et 6^{mm} de largeur maximum. Ils supportaient 2 graines disposées de part et d'autre de leur court pédicelle; ces graines avaient leur sommet dirigé du côté inférieur, et, du côté opposé, elles étaient pourvues d'une sorte d'aile.

Les macrosporophylles ainsi constitués rappellent à certains égards ceux des Zamées actuelles, mais ils s'en distinguent par ce fait que leur extrémité distale se trouve foliacée, et non réduite à l'état d'écaille. En tout cas, ils étaient groupés en strobiles (fig. 17), assez lâches sans doute, car, s'ils avaient été aussi pressés que ceux des cônes de Pins, par exemple, la netteté de leur caractère foliaire aurait certainement disparu.



Fig. 17. Reconstitution d'un strobile de *Cycadocarpidium Erdmanni*. Un peu au-dessus de la région médiane de ce strobile, quelques sporophylles ont été enlevés, afin qu'on puisse voir leurs points d'insertion. D'après Nathorst.

Le *C. Swabii* a été fondé sur un macrosporophylle recueilli à Hyllinge, qui mesure 6^{mm} de largeur maximum, 41^{mm} de longueur, dont 36 appartiennent au limbe, et qui possède 10 nervures. M. Nathorst n'a pas réussi à observer d'appendices à ses graines.

Il est probable qu'un certain autre sporophylle récolté à Hyllinge appartient également au *C. Swabii*.

Les macrosporophylles de *Cycadocarpidium* ainsi décrits, s'ils étaient dépourvus de graines, seraient évidemment considérés comme des feuilles végétatives. M. Nathorst a d'ailleurs décrit autrefois, sous le nom de *Podozamites*, des fossiles de Bjuf qui représentent en réalité des macrosporophylles de *Cycadocarpidium*¹⁾.

Chez le *C. redivivum*, recueilli dans le rhétien supérieur de Palsjö, parmi d'innombrables feuilles de *Podozamites*, les macrosporophylles mesurent seulement 10^{mm} de long, dont 5 appartiennent au limbe. La largeur de ce dernier atteint environ 2^{mm}, et les graines paraissent ailées.

Dans toutes les localités où l'on a rencontré le genre *Cycadocarpidium*, le genre *Podozamites* existe également²⁾. Ce dernier genre a été rapproché, tantôt des *Cycadophytes*, tantôt des *Conifères*, suivant que l'on a interprété ses restes comme des frondes pinnées ou comme des rameaux feuillés.

Schenk a décrit un spécimen de *Podozamites distans* Presl, sp., dont l'axe se trouvait entouré à sa base par plusieurs rangées

¹⁾ Cf. Nathorst, Paläobotanische Mitteilungen: 10 (loc. cit.), p. 5.

²⁾ Voir, au sujet de ce genre: Zeiller, Flore fossile des gîtes de charbon du Tonkin, in: Etudes des gîtes minéraux de la France, 1903, p. 158—165, et pl. 42.

d'écaïlles, de sorte qu'il semblait sortir d'un bourgeon¹⁾. M. Nathorst a vu à Munich, en 1880, ce même spécimen ou un spécimen analogue. A la base de ce dernier, il a observé, non pas un, mais 3 bourgeons, et c'est du bourgeon médian que l'axe lui a semblé sortir²⁾. Il a en outre décrit un spécimen de *Podozamites* de Bjuf, dont la base, un peu renflée, était également revêtue d'écaïlles³⁾; et il l'a considéré comme un rameau supportant des feuilles insérées sur lui d'une manière spiralee.

D'autres fossiles, recueillis à Stabbarp, Skromberga et Palsjö, lui sont apparus comme des rameaux étroits possédant 2 séries de feuilles alternes. L'un de ceux de Palsjö était encore pourvu de son extrémité proximale, renflée comme celle du spécimen de Bjuf.

M. Nathorst a conclu de cet ensemble d'observations que les *Podozamites* possédaient 2 sortes de rameaux, les uns pourvus de feuilles spiralees, les autres, plus nombreux que les précédents, pourvus seulement de 2 rangées de feuilles.

Cela peut, à première vue, sembler contradictoire par rapport au fait que les macrosporophylles des *Cycadocarpidium* rappellent beaucoup ceux des Cycadales actuelles. Mais on ne saurait s'étonner a priori de découvrir des termes de passage entre les Cycadophytes et les Conifères, et le genre *Podozamites* apparaît précisément à M. Nathorst comme une de ces formes transitoires.

Cela ne veut naturellement pas dire que tous les restes décrits sous le nom de *Podozamites* correspondent à des fructifications du type *Cycadocarpidium*. Mais une partie tout au moins de ces restes semblent bien avoir appartenu à des plantes construites comme des Conifères dans leur appareil végétatif, et comme des Cycadales dans leur appareil reproducteur. Cette conclusion est évidemment du plus haut intérêt au point de vue phylogénétique.

Autres formes.

En somme, la connaissance du genre *Cycadocarpidium* permet d'affirmer qu'il existait à l'époque mésozoïque des plantes au moins très voisines des Cycadales actuelles. Néanmoins, la présence, à ce moment — là, de types rigoureusement comparables à ces dernières reste encore à démontrer.

La famille des Zamiées en particulier n'a été reconnue d'une manière indéniable qu'à partir des terrains tertiaires.

¹⁾ Schenk, Die fossile Flora der Grenzsichten des Keupers und Lias Frankens. Wiesbaden, 1867, pl. 36, fig. 3.

²⁾ Paläobotanische Mitteilungen: 10 (loc. cit.), p. 7.

³⁾ Ibid., pl. I, fig. 20, 21.

Le genre *Cycas* avait été signalé par Heer dans la craie cénomaniennne du Grönland. Mais M. Nathorst a démontré que les échantillons étudiés par Heer appartenaient en réalité à un genre très spécial, qu'il a désigné sous le nom de *Pseudocycas*, et dans lequel il a distingué 4 espèces¹⁾. Les pinnules des *Pseudocycas* possédaient, non pas un, mais 2 faisceaux, très proches l'un de l'autre, et délimitant sur leur face inférieure une gouttière dans laquelle se trouvaient logés tous les stomates. Ce caractère suffit à distinguer les formes en question de toutes les autres Cycadophytes connues.

Parmi les types plus ou moins énigmatiques de l'époque secondaire qui ont été rapprochés des Cycadophytes, nous nous bornerons à signaler l'*Antholithus Zeileri* Nathorst, recueilli dans le rhétien de Bosarp et de Bjuf, en Scanie. Cette espèce se trouve représentée par des sacs polliniques disposés généralement par 8, semble-t-il, au sommet d'organes plusieurs fois dichotomes, rappelant plus ou moins des étamines ramifiées. Les grains de pollen contenus à l'intérieur de ces sacs présentent une forme analogue à celle que l'on connaît chez le *Ginkgo biloba* et chez les Cycadophytes.

Bennettitales du Mexique étudiées par M. Wieland.

Dans la région surélevée du sud du Mexique connue sous le nom de *Mixteca alta* (état d'Oaxaca), on a découvert dernièrement d'innombrables empreintes de Cycadophytes dans des couches d'âge liasique, épaisses d'au moins 2000 pieds. Parmi ces empreintes, M. Wieland a signalé²⁾ la présence de nombreuses fructifications de *Williamsonia*, dont l'une, recueillie près des affleurements de charbon de la mine Consuelo, à 15 milles de Tezoatlan, présente un intérêt tout à fait particulier.

Cette fructification était constituée par un appareil mâle, dans lequel la portion libre de chaque fronde se trouvait réduite à un rachis nu, supportant 2 rangées latérales de synangia, au lieu d'être ramifiée comme chez les *Cycadeoidea* (fig. 18). Les synangia, organisés

¹⁾ Nathorst, Paläobotanische Mitteilungen, 1: *Pseudocycas*, eine neue Cycadophytengattung aus den cenomanen Kreideablagerungen Grönlands. Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar, Bd. 42, No. 5, 1907.

²⁾ Wieland, The *Williamsonias* of the *Mixteca alta*. Bot. Gazette, 48, 1909. — M. Wieland se propose d'étudier ultérieurement en détails la flore liasique de la région de *Mixteca alta* dans un important mémoire, superbement illustré, et dont il vient de donner un résumé en anglais: The liassic Flora of the *Mixteca alta* of Mexico, — its composition, age and source. American Journal of science, vol. 36, 1913, p. 251—281.

comme dans ce dernier genre, existaient également dans la région où les diverses frondes se trouvaient coalescentes.

Dans un travail préliminaire assez récent, M. Wieland a signalé de nouveau ce type de fructification, sous le nom de *Williamsonia mexicana*¹⁾.

Il a mentionné également dans la région de *Mixteca alta* des fructifications pourvues d'appendices foliacés disposés en rosettes, et rappelant beaucoup les graines des *Gnetum*²⁾.

Ces données démontrent une fois de plus l'infinie variété que présentaient les Cycadophytes à l'époque mésozoïque.

La description du *W. mexicana* fait connaître un terme de passage particulièrement intéressant entre les Bennettitales et les Angiospermes, d'autant plus que M. M. Arber et Parkin, deux ans avant sa découverte, avaient attribué des microsporophylles analogues, quoique disposés d'une manière spiralee, à leur groupe hypothétique des Hémiangiospermes³⁾.

M. Wieland a indiqué une série évolutive possible qui conduirait des Cycadophytes aux Angiospermes⁴⁾.

Chez les Bennettitales, le nombre des frondes staminales, très variable, peut se réduire à 10 chez le *Cyc. Jenneyana*; et d'autre part ces frondes deviennent simples chez le *Williamsonia mexicana*, où elles semblent également

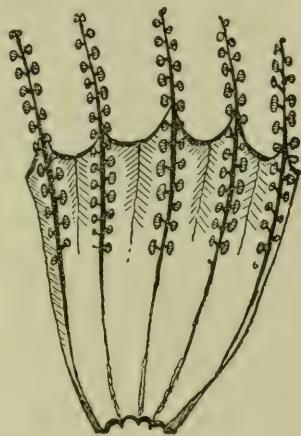


Fig. 18. Portion de l'appareil mâle d'un *Williamsonia* du Mexique.
D'après Wieland.

avoir existé au nombre de 10 ou 12. Partant de là, on peut concevoir la réalisation d'une fleur staminée d'Angiosperme en supposant: 1^o) une réduction du nombre des microsporophylles et de celui des synangia, ce dernier devenant finalement égal à un pour chaque microsporophylle; — 2^o) puis, dans ce synangium unique, un allongement croissant du pédicelle et une réduction graduelle du nombre des loges.

Il est évident, comme le reconnaît lui-même M. Wieland, qu'une telle série est en grande partie hypothétique. Mais les documents

¹⁾ Wieland, On the Williamsonian tribe (loc. cit.), fig. 17 C.

²⁾ Ibid., p. 457, et fig. 15.

³⁾ Arber et Parkin, On the origin of Angiosperms. The Journal of the Linn. soc., vol. 38, fig. 4, p. 63.

⁴⁾ The *Williamsonias* of the *Mixteca alta* (loc. cit.), p. 431 et suiv.

accumulés jusqu'ici permettent déjà d'espérer que l'on parviendra peut-être un jour à connaître l'histoire phylogénétique des diverses familles d'Angiospermes d'une manière suffisamment précise ¹⁾.

Conclusions.

En résumé, l'immense majorité des Cycadophytes de l'époque secondaire appartenaient à un groupe très particulier, complètement disparu, celui des Bennettitales. Ce groupe jouait dans la flore mésozoïque un rôle aussi important que les Dicotylédones dans la flore actuelle ²⁾.

Ses représentants, dans leur appareil végétatif, ne diffèrent des Cycadales actuelles que par des caractères de peu d'importance. Mais ils s'en distinguent profondément par leurs organes reproducteurs, extrêmement variés.

Ces derniers se trouvaient, chez les *Cycadeoidea* et les *Cycadella* tout au moins, insérés latéralement sur les tiges, comme les bourgeons écailleux que l'on observe sur les vieux troncs des *Cycas* actuels. Chez le *Macrozamia Moorei*, M. Chamberlain a signalé un mode d'insertion analogue pour les strobiles mâles, qu'il a observés au nombre de 20 à 40, et même de 103, sur un même individu. A ce point de vue, le *M. Moorei* se rapproche des Bennettitales plus qu'aucune autre Cycadale actuelle ³⁾.

En tout cas, les Cycadophytes, envisagées dans leur ensemble, présentent des affinités manifestes, d'une part avec les Ptéridospermées et les Fougères, et d'autre part avec les Angiospermes ⁴⁾.

Elles rappellent les Fougères, notamment: 1°) par la présence d'anthérozoïdes chez la plupart des Cycadales actuelles; — 2°) par la tendance des sporanges à se grouper chez les *Cycas* en sores comparables à ceux des Angiopteris; — 3°) par la structure des organes reproducteurs mâles des *Cycadeoidea* et des *Williamsonia*, semblables à ceux des *Marattia*; — 4°) par l'aspect nettement

¹⁾ Cf. Wieland, The *Williamsonias* of the *Mixteca alta* (loc. cit.), p. 441.

²⁾ Cf. Scott, Studies in fossil Botany, 2^e éd., p. 556.

³⁾ Chamberlain, *Macrozamia Moorei*, a connecting link between living and fossil Cycads. Bot. Gazette, vol. 55, No. 2, 1913, p. 141—154. — Voir encore, notamment au point de vue de rapprochements à établir entre les Cycadales actuelles et les Bennettitales: Wieland, On the Williamsonian tribe (loc. cit.), p. 438; — The liassic flora of the *Mixteca alta* (loc. cit.), p. 279; — Miss Bancroft, On some indian jurassic Gymnosperms, Trans. linn. soc. London, vol. VIII, part 2, 1913, p. 80.

⁴⁾ Voir principalement à ce sujet: Wieland, American fossil Cycads, p. 226—246.

flicoïde des microsporophylles chez les *Cycadeoidea*; — 5°) par le recourbement apical plus ou moins accentué des jeunes frondes chez les *Zamia* actuels, et des jeunes microsporophylles chez les *Cycadeoidea* et les *Williamsonia*; — 6°) par la persistance des bases foliaires, et la présence d'une couronne de feuilles végétatives complètes au sommet des tiges; — 7°) par l'existence, sur ces dernières, d'écailles plus ou moins nombreuses, et, à leur intérieur, d'une moëlle importante.

En outre, chez les *Cycas*, les macrosporophylles sont ordonnés, non pas en strobiles, mais en rosettes successives, disposées sur les tiges comme les couronnes de feuilles végétatives, avec lesquelles elles alternent assez régulièrement, de manière à rappeler ce qui se passe chez diverses Fougères, telles que les *Blechnum* par exemple.

De plus, les macrosporophylles du *Cycas revoluta* représentent des feuilles végétatives relativement peu modifiées, dont la région distale, assez élargie, supporte de nombreuses pinnules, tandis que leur partie proximale montre 3 ou 4 paires d'ovules insérées sur leur rachis d'une manière pinnée. Ils rappellent ainsi ceux des Ptéridospermées, dans lesquels les ovules représentent également des pinnules modifiées appartenant à des frondes construites sur le même plan que les feuilles végétatives ordinaires.

Ces données suffisent pour attester que les Cycadophytes descendent de Fougères paléozoïques appartenant à la série des Marattiales, par l'intermédiaire des Ptéridospermées. Une telle conclusion apparaît si évidente à M. Wieland qu'il la considère comme une des vérifications les plus éclatantes de la doctrine transformiste ¹⁾.

D'après lui, les Cycadales et les Bennetttales doivent provenir d'un type ancestral commun, appartenant à la série des Ptéridospermées, et dont les micro- et les macrosporangies auraient été situés sur des frondes distinctes, organisées de la même manière que les frondes stériles. Ce type aurait donné naissance à des formes pourvues d'un appareil mâle construit comme celui des Bennetttales, et d'un appareil femelle construit comme celui des *Cycas*.

Il importe de rappeler à ce propos que, par une intuition remarquable, M. Wieland avait prédit dès 1901 l'existence des Ptéridospermées, en déclarant qu'une plante monoïque ou dioïque, construite comme le *Lyginodendron oldhamium* dans son appareil végétatif, et pourvue de microsporophylles semblables à ceux des *Cycadeoidea*, et de macrosporophylles semblables à ceux des *Cycas*, ne pouvait pas ne pas avoir existé, et qu'on en découvrirait peut-être un jour la trace. Il faisait également remarquer dès ce moment-là que le dimorphisme de divers végétaux paléozoïques rapportés aux Fougères devait

¹⁾ Wieland, American fossil Cycads, p. 240.

être intimement lié à des variétés d'hétérosporie et à l'acquisition de graines par les ancêtres immédiats des Cycadophytes et peut-être aussi des Angiospermes¹⁾. Deux ans plus tard, la découverte mémorable de MM. Oliver et Scott venait donner à ces paroles une première et éclatante vérification²⁾.

En raison de l'association identique, réalisée en sens inverse, chez les *Cycas* d'une part, et chez les Bennettitales de l'autre, d'appareils strobiliformes pour l'un des sexes avec des feuilles à peine modifiées pour l'autre sexe, M. Wieland considère les Cycadales et les Bennettitales comme 2 termes symétriques d'un même groupe, ce qui s'accorde avec les classifications des Cycadophytes données par MM. Zeiller³⁾, Scott⁴⁾ et Nathorst⁵⁾.

Les strobiles femelles des Bennettitales semblent cependant très différents de ceux des Cycadales, au premier abord. Il est vrai que l'on conçoit aussi bien la transformation d'un macrosporophylle de *Zamia*, par exemple, pourvu de 2 ovules, en un macrosporophylle uniovulé de Bennettitale, que celle d'un macrosporophylle de *Cycas revoluta* en un de *Zamia*, par l'intermédiaire de ceux du *Cycas circinalis*, du *Cycas Normanbyana*, du *Dioon edule* et du *Macrozamia Fraseri*.

Et l'on conçoit aisément aussi qu'un certain nombre de macrosporophylles soient devenus stériles, de manière à constituer les écailles interséminales des Bennettitales⁶⁾. Il est d'autant plus difficile, en effet, de distinguer les séries fertiles des séries stériles, dans les strobiles des *Cycadeoidea*, que ces derniers sont plus jeunes. En outre, on sait que, dans ces strobiles, de grandes zones normalement fertiles peuvent se trouver stériles dans des cas exceptionnels.

Les Bennettitales, ainsi rattachées aux Ptéridospermées et aux Fougères, présentent aussi, dans la disposition relative de leurs organes fructificateurs et dans l'organisation de leur appareil mâle, des affinités marquées avec les Angiospermes, dont elles semblent représenter les ascendants directs.

Leurs fructifications apparaissent en effet comme de véritables fleurs hermaphrodites, avec un appareil femelle central entouré par

¹⁾ Wieland, A study of some american fossil Cycads: part IV (loc. cit.).

²⁾ Oliver et Scott, On *Lagenostoma Lomaxi*, the seed of *Lyginodendron*. Proc. roy. Soc. London, vol. 71, 1903.

³⁾ Zeiller, *Éléments de Paléobotanique*, 1 vol., 1900, p. 245; — *Les Progrès de la Paléobotanique de l'ère des Gymnospermes* (loc. cit.), p. 207.

⁴⁾ Scott, *Studies in fossil Botany*: 1^{re} éd., 1900, p. 474; 2^e éd., 1909, p. 555.

⁵⁾ Nathorst, *Beiträge zur Kenntnis einiger mesozoischen Cycadophyten* (loc. cit.), p. 3.

⁶⁾ Voir, au sujet de la stérilisation, considérée comme un facteur de l'évolution: Bower, *The Origin of a Land Flora*, 1 vol., Londres, 1908, p. 87 et suiv.

un cercle de microsporophylles comparables à des étamines¹⁾. Elles font penser notamment aux fleurs des Magnoliacées, surtout à celles du *Liriodendron tulipiferum* de l'Amérique du nord²⁾. Les Magnoliacées, considérées généralement comme des Angiospermes primitives, semblent d'ailleurs avoir existé dès l'époque crétacée; le genre *Liriodendron* en particulier a été signalé dans les couches du crétacé moyen.

Il va sans dire que l'on ne saurait actuellement, avec les seules données paléontologiques dont on dispose, dresser dans sa totalité l'arbre phylétique des Angiospermes. Mais il apparaît en tout cas indéniable que ces végétaux descendent de certaines Cycadophytes mésozoïques.

Ces dernières méritent par conséquent bien le nom de Proangiospermes que de Saporta avait donné en particulier aux *Williamsonia* et aux *Bennettites*, à un moment où ces plantes étaient encore très mal connues³⁾.

Cette conclusion mérite d'autant plus d'être soulignée que l'origine des Angiospermes, demeurée mystérieuse pendant longtemps, a toujours constitué l'une des principales préoccupations des évolutionnistes⁴⁾.

¹⁾ Zeiller, Les Progrès de la Paléobotanique de l'ère des Gymnospermes (loc. cit.), p. 207.

²⁾ Wieland, American fossil Cycads, p. 143, 244, 245.

³⁾ de Saporta, Paléontologie française: Plantes jurassiques, t. 4 (Types proangiospermiques...).

⁴⁾ Cf. Charles Darwin, Lettre à J. Hooker, cit. dans Scott, The evolution of plants, 1 vol., Londres, p. 37.

N.B. Les clichés des figures 9—18 m'ont été très obligeamment communiqués par M. le Professeur Nathorst, auquel je tiens à exprimer ma vive reconnaissance.

Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche.

Von

G. Tischler.

I. Chromosomenzahl.

Strasburger (1906) berichtet in seinem Aufsatz über die „Ontogenie der Zelle seit 1875“, wie allmählich erst unsere Kenntnisse über jene bei der Teilung der Kerne auftretenden Körper gewachsen sind, die wir jetzt Chromosomen nennen. Wenn auch schon früher einzelne Autoren wie Hofmeister, Russow, Tschistia-koff unzweifelhaft gewisse Stadien pflanzlicher Mitosen gesehen hatten (p. 6—7), so war es doch Strasburger, der zuerst eine zusammenfassende Darstellung des Gesamtverlaufs versuchte. Wir lesen in seiner historischen Übersicht (p. 10), daß er anfangs (1875) nur eine „Kernplatte“ unterscheiden konnte, „die meist aus Stäbchen oder Körnern“ bestand. Bald darauf (1878) konnte Treub auch an lebenden Zellen zeigen (p. 14), daß der Kern sich bei der Teilung „in grobkörnige Gebilde“ sondere, die dann in die Bildung der Kernplatte eingingen. Und nicht viel später (1879) fand Lundström in Strasburger's Institut in Jena in den Haaren von *Tradescantia virginica* ein seitdem oft benutztes Objekt, um den Verlauf der Karyokinese in aller Deutlichkeit lebend zu demonstrieren.

Unter dem Einfluß der Zoologen Pfitzner und Flemming vertiefte Strasburger seine Studien an diesen „Kernplatten-Elementen“. Er sah schon 1882 (p. 26), daß der Kern der Pollen-Mutterzellen von *Fritillaria* und *Lilium* immer 12, der von *Alstroemeria* 8, der von *Hosta* (*Funkia*) 24 solcher Segmente zeigte. Auch bemerkte er bereits, daß

diese bei letztgenannter Gattung eine sehr ungleiche Länge untereinander aufwiesen. Zwei Jahre später vermochte Strasburger dann in Übereinstimmung mit den Erfahrungen der Zoologen die Längsspaltung der „Kernsegmente“ und deren Verteilung auf die Tochterkerne festzustellen (p. 33) und Guignard, der von jetzt an als ebenbürtiger Forscher Strasburger zur Seite trat, bestätigte die völlige Analogie zwischen pflanzlichen und tierischen Nuclei (p. 37). Ebenso wie Strasburger machte dieser französische Forscher Zählungen und neben Beispielen für völlige Konstanz der Zahl entdeckte er 1885 den seitdem oft genannten Fall, wonach bei der Teilung des primären Mutterkernes im Embryosack von *Lilium* nur der obere Tochterkern die „üblichen“ 12 Segmente besitzt, der untere dagegen eine größere Zahl von ihnen aufweist.

Die uns im Augenblick beschäftigenden Probleme zuerst im vollen Umfange erkannt zu haben, ist aber das Verdienst des Würzburger Zoologen Th. Boveri. Dieser sprach, gestützt auf eigene Untersuchungen und auf die Angaben der Literatur, im Jahre 1888 den Satz aus, „daß die Zahl der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden chromatischen Elemente direkt und ausschließlich davon abhängig ist, aus wie vielen Elementen dieser Kern sich aufgebaut hat. Die im allgemeinen herrschende Konstanz der Elementenzahl erklärt sich daraus einfach so, daß im regulären Verlauf von den beiden aus einer Teilung entstehenden Tochterzellen die eine genau die gleiche Zahl von Elementen erhält, wie die andere, nämlich die Zahl, die auch in der Mutterzelle bestanden hat“ (1888, p. 175). Diese Gleichmäßigkeit wird später von Boveri das „Grundgesetz der Zahlenkonstanz“ genannt (vgl. die Behandlung des Gegenstandes bei Godlewski 1909, p. 133 ff.).

Ziemlich zur gleichen Zeit wird nun von Waldeyer (s. Strasburger 1906, p. 46) für die Kernsegmente der Name Chromosomen vorgeschlagen, und dieser Name hat sich so eingebürgert, daß er die früheren fast völlig verdrängt hat. Strasburger's 1888 erschienenes Werk über „Kern und Zellteilung im Pflanzenreiche“ beschäftigte sich noch u. a. mit der eigenartigen sicher beobachteten Herabsetzung der Chromosomenzahl in den generativen Zellen im Vergleich mit den vegetativen.

Seitdem sind nun eine Unzahl von Arbeiten erschienen, die alle die pflanzlichen Chromosomen zum Gegenstand der Untersuchung haben, ihre Zahl ist erörtert, über ihre Konstanz ist gestritten, ihre Zusammensetzung aus einheitlicher oder verschiedener Substanz ist diskutiert worden, kurz es existiert eine Riesenliteratur, die hier völlig durchzusprechen nicht unsere Aufgabe sein soll. Alle die Fragen insbesondere, die an eine „Reduktionsteilung“ anknüpfen, oder eine „haploide“ und „diploide“ Phase in der Ontogenese des Individuums unterscheiden, Probleme, welche erst infolge der Arbeiten von E. Over-

ton (1893) und Strasburger (1894a, 1894b) möglich wurden, alle jene theoretischen Vorstellungen durchzugehen, die — oft vielleicht zu früh einsetzend, — doch so sehr den Arbeitseifer wegen ihrer großen Ausblicke beflügelten, würde Seiten und Seiten füllen. In Strasburger's „Progressus“-Aufsatz finden wir ja die wesentlichen Stadien unserer Erkenntniserweiterung zusammengestellt. Und es sei an dieser Stelle noch aus der Menge von Zusammenfassungen der letzten Jahre speziell auf Haecker's (1907) Aufsatz über die „Chromosomen als angenommene Vererbungsträger“ sowie seine „Vererbungslehre“ (Haecker 1912) und auf Godlewski's (1909, 1914) muster-gültige Arbeiten aufmerksam gemacht, welch letztere die Chromosomenprobleme mehr vom entwicklungsphysiologischen Standpunkt als vom morphologischen betrachten. Eine erschöpfende Darstellung und Übersicht über die Reduktionsteilungen im Pflanzen- und Tierreich hat Grégoire (1905, 1910) gegeben und neben einer Darlegung der Meinungen der Autoren hat der Louvainer Forscher sich bemüht, alles unter einheitlichem Gesichtspunkte zu sehen und Widerstrebendes entsprechend umzudeuten, so daß man einen imposanten Eindruck von der Einheitlichkeit der Mechanik durch das ganze organische Reich erhält.

Des öfteren hat sich mir nun bei eigenen Untersuchungen an pflanzlichen Chromosomen das Bedürfnis herausgestellt, eine rasche Übersicht über die bei jeder Species beschriebene Chromosomenzahl zu haben. Eine derartige Zusammenstellung fehlt zurzeit, obgleich manche Vorarbeiten in dieser Richtung vorliegen. Die für die Algen aufgefundenen Chromosomenzahlen behandeln neben anderen v. Neuenstein (1914) und Bonnet (1914). Für die Pilze kann man zahlreiche Daten bei Pavillard (1910) und Guilliermond (1913), speziell für die Ascomyceten bei J. B. Overton (1906) finden, für Moose, Farne und Phanerogamen bei Lotsy (1909, 1911), für letztere auch bei Coulter und Chamberlain (1903, 1910), Shibata und Miyake (1908a) und Franck (1911). Aber fast überall könnte noch eine größere Vollständigkeit geboten werden, und dann war die Literatur einheitlich bis 1915 zu berücksichtigen. Auch ich werde sicher manche Chromosomenzählungen übersehen haben, da mir jede Publikation nicht zugänglich war und da ich zuweilen — allerdings in relativ sehr wenigen Fällen — aus zweiter Hand, d. h. aus irgendeinem Referat oder aus der Erwähnung in einer anderen Arbeit schöpfen mußte. Immerhin dürften sehr viele Angaben kaum übersehen sein. Ich habe in erster Linie nach Möglichkeit denjenigen Autor angeführt, der zum ersten Mal eine von uns zurzeit für richtig gehaltene Zählung vorgenommen hat. Ist eine Zählung sicher als falsch erkannt, habe ich sie nur dann als Anmerkung genannt, wenn sich irgend eine wichtige Polemik daran geknüpft hat. Denn ich halte es im allgemeinen nicht für empfehlenswert, Irrtümer durch Citieren wieder

neu zu beleben und als Ballast mitzuschleppen, wenn sie nicht in irgendeiner Weise noch fruchtbar werden können. Jeder, der die betreffende Pflanze zum spezielleren Studium sich ausersehen hat, wird durch den von mir citierten Autor auch auf die älteren unrichtigen Angaben kommen. Im allgemeinen findet sich bei jeder Species auch nur ein Autor angegeben. Besonderer Bibliographien, wie eine z. B. von Picard (1913) für die Angiospermen vorliegt — wenn auch hier der Stoff noch nicht ganz vollständig aufgeführt ist —, bedarf es, um alles zu erwähnen, was über Karyokinesen resp. Chromosomen überhaupt geschrieben ist. Die Literatur ist auch so schon in recht reichem Maße herangezogen; mehr als 550 Arbeiten finden sich in unserer Übersicht citiert, auf die im Text verwiesen ist. Und eine sehr erhebliche Zahl von Abhandlungen habe ich noch außerdem einsehen müssen.

Auf den folgenden Seiten finden wir also zunächst eine Zusammenstellung der bisher gefundenen Chromosomenzahlen, und zwar sind die Pflanzen in der Reihenfolge des Engler'schen Systems (Engler 1912) genannt. Als einzige Veränderung habe ich die Flechten unter die Ascomyceten gesetzt, da ja die Chromosomenzahlen hier nur für die Flechten-Pilze gelten — und die Monocotylen hinter die Dicotylen gestellt. — Daß die Zählungen an Wert sehr ungleich sind und besonders die älteren eine Neuuntersuchung wohl vielfach nötig haben, ist nach Lage der Dinge selbstverständlich. Etwas „Definitives“ können wir hier wohl noch weniger geben als sonst in unserer Wissenschaft.

Schizophyta.

Die tatsächliche Existenz von Kernen, die direkt mit denen der höheren Pflanzen zu vergleichen sind, ist hier durchaus nicht für alle Untersucher erwiesen. Neben Forschern, die eine große Autorität besitzen, wie A. Meyer (z. B. 1908, 1912), die, zum mindesten für gewisse Bakterien, den Nachweis echter Kerne bereits erbracht sehen, stehen andere, die besondere in der Zelle zerstreute, mit „Chromatinfarbstoffen“ tingierbare Körnchen als „diffusen Kern“ oder als „Chromidialsubstanz“ betrachten. Ein Vorkämpfer dieser Richtung ist der in der Protisten-Cytologie so erfolgreich tätige französische Forscher Guilliermond (z. B. 1907). Da ich aus eigener Anschauung die Schizophyten-Cytologie nicht kenne, möchte ich mich nicht vermessen, den Streit zu entscheiden. Aber sicher dürfte zurzeit sein, daß von exakten Chromosomenzählungen nirgends die Rede sein kann. Ich erwähne nur die von Olive (1905) für einige Cyanophyceen gegebenen Zählungen, glaube aber, daß sie speziell durch Guilliermond's Arbeiten überholt sind (vgl. auch Pavillard 1910).

Chrom.-Zahl

<i>Oscillatoria tenuis</i>	16	Olive 1905.
„ <i>princeps</i>	32	„ 1905.
„ <i>Froehlichia</i>	32	„ 1905.
<i>Phormidium spec.</i>	16	„ 1905.
<i>Nostoc commune</i>	8	„ 1905.
<i>Calothrix thermalis</i>	16	„ 1905.
<i>Gloeocapsa polydermatica</i>	8	„ 1905.

Acrasiales.

<i>Acrasia spec.</i>	2	Pinoy 1907 ¹⁾ .
----------------------	---	----------------------------

Plasmodiophorales^{2) 3)}.

<i>Plasmodiophora Brassicae</i>	8	Prowazek 1905, Maire und Tison 1909.
<i>Sorosphaera Veronicae</i>	8	Maire u. Tison 1909.
<i>Tetramyxa parasitica</i>	ca. 8	„ „ 1911.
<i>Spongospora subterranea</i>	8	Osborn 1911.
<i>Sorodiscus Callitrichis</i>	4	Winge 1912.

Myxogasteres.

Ceratiomyxaceae.

<i>Ceratiomyxa spec.</i>	8	Jahn 1908.
--------------------------	---	------------

Trichiaceae.

<i>Arcyria cinerea</i>	8	Kränzlin 1907.
„ <i>nutans</i>	8	„ 1907.
„ <i>pomiformis</i>	8	„ 1907.
<i>Trichia fallax</i>	8	„ 1907.
„ <i>persimilis</i>	8	„ 1907.
<i>Oligonema spec.</i>	8	„ 1907.

¹⁾ Die Angabe von Pinoy müßte m. E. noch nachgeprüft werden, da die cytologische Technik mir unzureichend erscheint; die Entstehung der 2 Chromosomen aus kleinen Körnern, die gelegentlichen Amitosen usw. würden von dem Verhalten der Myxogasteres stark abweichen.

²⁾ Die Plasmodiophorales sind, wie gerade die cytologischen Untersuchungen der letzten Jahre zeigen, offenbar nahe den Chytridiaceen verwandt. Die Grenzen erscheinen hier recht fließend (siehe z. B. Winge 1912, Schwartz 1914).

³⁾ Ein für allemal sei gesagt, daß ich bei allen mit Sexualität versehenen Pflanzen die Chromosomenzahlen der Haplophase aufführe.

Chrom.-Zahl

Physaraceae.

<i>Physarum didermoides</i>	8	Jahn 1911.
<i>Badhamia utricularis</i>	8	„ 1911.
„ <i>panicea</i>	8	„ 1911.
<i>Fuligo varians</i>	× 6	Harper 1900 ¹⁾ .

Die 1907 von Jahn gebrachten summarischen Angaben über nur 4 Haploidchromosomen bei zahlreichen Myxogasteres wie *Amaurochaete*, *Reticularia*, *Stemonitis*, *Didymium* usw., sind wohl nach den späteren Erfahrungen dieses Autors auch dahin zu interpretieren, daß in Wirklichkeit die doppelte Zahl vorliegt. Für *Stemonitis flaccida* hat schon Helene Kränzlin die Jahn'schen Bilder (Jahn 1904), die nur 4 dieser Chromosomen erkennen lassen, entsprechend umgedeutet, daß nämlich je 2 zu einem verklebt erscheinen.

Dinoflagellatae.

Die Chromosomen bei den Dinoflagellaten oder Peridineen weichen außerordentlich von denen der übrigen Pflanzenklassen ab. Erstens scheint die Zahl besonders hoch zu sein: es sind bis 200 für den Einzelkern gezählt worden, und zweitens berichten gerade die neueren Autoren (Borgert 1910, Jollos 1910) von größeren Schwankungen in der Anzahl. Am merkwürdigsten wäre es aber, wenn wirklich eine Quer- statt einer Längsspaltung vorkäme (vgl. die Zusammenstellung bei v. Neuenstein 1914, p. 31 ff.), oder gar, wie Borgert für *Ceratium tripos* meint, auf jede indirekte Kernteilung eine Reduktionsteilung folgen müßte, weil in ersterer Längs- und Querspaltung zusammen vorkommen. Borgert selbst vergleicht die Kerne mit denen der Radiolarien, die Hartmann (1911) zu seinen sog. „Polycaryen“ rechnet, während er erstere als „massige“ monocaryotische Nuclei auffaßt. Denn sie besäßen nach Jollos ein bei den Mitosen noch unterscheidbares „Centriol“, das sich wie bei anderen „Monocaryen“ teilen solle. Hartmann (1915) hat nun jüngst näher ausgeführt, wie bei den Radiolarien die scheinbaren „Chromosomen“ schon vollwertige einfache Kerne darstellen, die sich innerhalb des einheitlichen Primärkerns mitotisch teilen können (s. p. 287). Hätte Borgert mit seiner Parallelisierung zwischen Radiolarien und Peridineen recht, so müßten auch bei letzteren die „Chromosomen“ anders aufgefaßt werden, als man es bisher tut. Jedenfalls ist die ganze Frage zurzeit noch völlig

¹⁾ Wo die Diploidzahlen gezählt wurden, habe ich doch die haploiden niedergeschrieben, die so gewonnenen Zahlen aber durch ein vorgesetztes × kenntlich gemacht.

ungeklärt (vgl. auch Klebs 1912, p. 416—426 und dessen Beobachtungen am lebenden Peridineenkern).

Bacillariophyta (Diatomeen).

Chromosomen scheinen noch nicht bei allen Species sich in der Mitose herauszubilden, wenigstens erwähnt van Wisselingh (1913) ausdrücklich, daß bei *Eunotia* „gut entwickelte Chromosomen in Gestalt gleichmäßig dicker Fäden“ (p. 269) nicht vorkämen. Nur „dickere Teile“ des Kerngerüsts differenzierten sich, diese seien den Chromosomen zwar gleichzustellen, aber über ihre Zahl könne er nichts aussagen. Andere Species lassen dagegen genau wie die höheren Pflanzen typische Chromosomen auftreten. Es ist merkwürdig, daß einige sehr hohe, andere sehr geringe Zahlen zu besitzen scheinen. Bei weiteren Studien dürften vielleicht auch „Mittelzahlen“ gefunden werden. Bekannt ist vorläufig nur:

Chrom.-Zahl

<i>Brebissonia spec.</i> (= <i>Van-</i>		
<i>heurckia spec.</i>)	8	Karsten 1912 ¹⁾ .
<i>Rhopalodia gibba</i>	4	Klebahn 1896.
<i>Nitzschia sigmoidea</i>	× ca. 8	Lauterborn 1896 ²⁾ .
<i>Surirella saxonica</i>	ca. 64—65	Karsten 1912.

Conjugatae.

Mesotaeniaceae.

<i>Cylindrocystis Brebissonii</i> (18-)20	Kauffmann 1914.
---	-----------------

Desmidiaceae.

<i>Closterium Ehrenbergii</i> über 60	van Wisselingh 1910, 1912.
„ <i>acerosum</i> „ „	„ 1910, 1912.

Zygnemataceae.

<i>Zygnema stellinum</i>	12	Dangeard 1909.
„ „ <i>fr. Vaucheri</i>	14	Kurssanow 1911 a.
„ <i>spec.</i> zwischen 30—40		Escoyez 1907.
<i>Spirogyra triformis</i>	6	van Wisselingh 1900 ³⁾ .
„ „	12	„ 1900.

¹⁾ Karsten korrigiert hier seine älteren Angaben, wonach die Haploïdchromosomenzahl nur 4 betragen soll.

²⁾ Lauterborn hat bei 2 Exemplaren ungefähr 16 Chromosomen gesehen und glaubt, „daß sich diese Zahl nicht allzu weit von der Wirklichkeit entfernt“. Da er nun die Diploidphase beobachtete, müßte die Haploïdzahl = 8 sein.

³⁾ Bei *Spirogyra triformis* würden wir also 2 verschiedene Rassen, var. univalens u. var. bivalens zu unterscheiden haben, falls van Wisselingh's Angaben korrekt sind. Eine Nachprüfung dürfte aber doch nicht unerwünscht sein.

Chrom.-Zahl

<i>Spirogyra calospora</i>	ca. 8—10	Tröndle 1911.
„ <i>longata</i>	10—12	„ 1911.
„ <i>polytaeniata</i>	ca. 12	Strasburger 1888.
„ <i>setiformis</i>	ca. 12	van Wisselingh 1900.
„ <i>crassa</i>	12	Moll 1893, van Wisselingh 1898 ¹⁾ .
„ <i>nitida</i>	12	Berghs 1906.
„ <i>neglecta</i>	12	Tröndle 1911.
„ <i>jugalıs</i>	14	Karsten 1908.
„ <i>subaequa</i>	24	Mitzkewitsch 1898.

Chlorophyceae.

Volvocaceae.

<i>Chlamydomonas variabilis</i>	ca. 10	Dangeard 1898.
„ <i>Dilli</i>	ca. 10	„ 1898.
„ <i>cordiformis</i>	ca. 12	„ 1898.
„ <i>monadina</i>	ca. 30	„ 1898.
<i>Haematococcus pluvialis</i>	32	Reichenow 1909.
<i>Chlorogonium euchlorum</i>	ca. 10 ²⁾	Dangeard 1898.
<i>Phacotus lenticularis</i>	ca. 6—8	„ 1898.
<i>Pleodorina illinoisensis</i>	ca. 12	Merton 1908.
<i>Pandorina morum</i>	ca. 12	Dangeard 1900 a.
<i>Polytoma uella</i>	ca. 6	„ 1901.

Tetrasporaceae.

<i>Tetraspora lubrica</i>	ca. 13	Mac Allister 1913.
---------------------------	--------	--------------------

Hydrodictyceae.

<i>Hydrodictyon utriculatum</i>	10	Timberlake 1901.
„ <i>africanum</i>	18	Yamanouchi 1913 a.

Ulotrichaceae.

<i>Microspora amoena</i>	ca. 8—10	
(keinesfalls mehr als 12)		v. Neuenstein 1914.

Coleochaetaceae.

<i>Coleochaete scutata</i>	ca. 32	Allen 1905 b.
----------------------------	--------	---------------

¹⁾ van Wisselingh beschreibt bei seinen sehr genauen Chromosomenzählungen gelegentliche Abweichungen von der Zahl 12. Er fand (1898, p. 210) in 110 Fällen 12 „Segmente“, in 8 Abweichungen von dieser Zahl, davon bei 6 eine geringere als die erwarteten Zahlen. Dann konnten auch die Chromosomenformen von den typischen sich unterscheiden. Von theoretischem Interesse wären, die Richtigkeit vorausgesetzt, in erster Linie die Kerne mit weniger als der normalen Chromosomenzahl.

²⁾ Die Zählungen schwankten zwischen 8 und 12 Chromosomen.

Chrom.-Zahl

Oedogoniaceae.

Oedogonium cyathigerum 19 van Wisselingh 1908.

Cladophoraceae.

Cladophora glomerata mehr als 30 Němec 1910 b.

Vaucheriaceae.

Vaucheria terrestris 10 Kurssanow 1911 b.

Charophyta.

Nitella syncarpa 12 Strasburger 1908 a.
Chara foetida 16—18 Goetz 1899 ¹⁾.
 „ *fragilis* 18 Strasburger 1908 a¹⁾.
 „ *crinita* 18 „ 1908 a.

Phaeophyceae.

Sphacelariaceae.

Stypocaulon scoparium 20—40 Swingle 1897.
 „ ca. 32 Escoyez 1909.

Cutleriaceae.

Zanardinia collaris 22 Yamanouchi 1913 b.
Cutleria multifida 24 „ 1909 b.

Fucaceae.

Fucus platycarpus 14—15 Farmer und Williams 1898.
 „ 16 Strasburger 1897.
 „ *serratus* 16 „ 1897.
 „ *vesiculosus* 14—15 Farmer und Williams 1898 ²⁾.
 „ 32 Yamanouchi 1909 a.
Ascophyllum nodosum 14—15 Farmer und Williams 1898.
Cystoseira barbata 18—20 Nienburg 1910.

Dictyotaceae

Dictyota dichotoma 16 Mottier 1900, Williams 1904.

¹⁾ Für *Chara foetida* wurden von Schottländer (1892, p. 290) mehr als 19 Chromosomen gezählt, für *Ch. fragilis* von Dèbski (1897) gar 24. Letzterer sagt p. 240, er sähe nach einigen 20 Zählungen „sowohl in der Asterplatte als in jeder der beiden Diasterplatten im Mittel 24. Die Zählung ist bei Polansichten hier nicht schwer, und ich bin sicher, daß die Zahl wirklich 24 beträgt“. Da Dèbski ein sehr genauer Untersucher ist, liegt vielleicht bei *Ch. fragilis* doch Rassenbildung auf der Basis verschiedener Chromosomenzahlen vor.

²⁾ Es dürfte wohl noch nachzuprüfen sein, ob es sich in den von Farmer und Williams einerseits, Yamanouchi andererseits untersuchten Individuen wirklich um Typen verschiedener Rassen mit verschieden hoher Chromosomenzahl gehandelt hat. Erstere haben Material aus England, letzterer aus Nordamerika zur Untersuchung benutzt.

Rhodophyceae.

Chrom.-Zahl

Helminthocladiaceae.

<i>Nemalion multifidum</i>	8	Wolfe 1904.
----------------------------	---	-------------

Delesseriaceae.

<i>Nitophyllum punctatum</i>	ca. 20	Svedelius 1914.
------------------------------	--------	-----------------

<i>Delesseria sanguinea</i>	20	„ 1911.
-----------------------------	----	---------

Rhodomelaceae.

<i>Polysiphonia violacea</i>	20	Yamanouchi 1906.
------------------------------	----	------------------

Ceramiales

<i>Griffithsia Bornetiana</i>	7	Lewis 1909.
-------------------------------	---	-------------

Phycomycetes.

Die Mitosen sind anscheinend vielfach bei den Phycomyceten noch so primitiv, daß sich gesonderte Chromosomen nicht erkennen lassen. Wenn oft wohl die Kleinheit der Kerne und die ungünstige Fixierung an der schlechten Differenzierbarkeit der Karyokinese schuld sein mögen, so sind doch — siehe z. B. Olive's (1906) Erfahrungen an Entomophthoraceen — andere Fälle bekannt, in denen wir diese Gründe dafür kaum verantwortlich machen können.

Mucoraceae.

Die Vertreter der ganzen Familie scheinen sich bezüglich der Chromosomenzahl gleich zu verhalten. Erwähnt seien z. B.

Chrom.-Zahl

<i>Mucor spec.</i>	2	Moreau 1913 a ¹⁾ .
--------------------	---	-------------------------------

<i>Rhizopus spec.</i>	2	„ 1913 a.
-----------------------	---	-----------

<i>Cunninghamella spec.</i>	2	„ 1913 a.
-----------------------------	---	-----------

<i>Syncephalastrum spec.</i>	2	„ 1913 a.
------------------------------	---	-----------

Entomophthoraceae.

<i>Basidiobolus ranarum</i>	ca. 60	Olive 1907.
-----------------------------	--------	-------------

Albuginaceae.

<i>Albugo Lepigoni</i>	4—5	Ruhland 1903.
------------------------	-----	---------------

„ <i>Bliti</i>	6	F. L. Stevens 1899.
----------------	---	---------------------

„ <i>Portulacae</i>	(12—)16 ²⁾	Berlese 1898.
---------------------	-----------------------	---------------

„ <i>candida</i>	(12—)16 ²⁾	Wager 1896, Krüger 1910.
------------------	-----------------------	--------------------------

Peronosporaceae.

<i>Peronospora Ficaridae</i>	ca. 16	Krüger 1910.
------------------------------	--------	--------------

<i>Sclerospora graminicola</i>	ca. 4	F. L. Stevens 1912.
--------------------------------	-------	---------------------

¹⁾ Mir ist die Arbeit nur aus dem Referat von Vuillemin in Bot. Centralbl., Bd. 123, p. 381—383, 1913, bekannt geworden.

²⁾ Wager und Berlese geben zwar an, daß die Zahlen zwischen 12 und 16 wechseln. Doch dürfte die letztere Zahl die richtige sein.

Saprolegniaceae.

Die älteren Angaben von Hartog (zum ersten Mal mitgeteilt in Strasburger 1894b; siehe auch Hartog 1896) und Davis (1903) über Saprolegnia sowie die von Trow (1899, 1904) über Achlya dürften zu niedrige Chromosomenzahlen nennen. Als Haploidzahlen wurden durchweg 4 oder ca. 4 angegeben. Von Trow wird gar eine Reduktion der ursprünglich in einer „ersten Teilung im Oogon“ beobachteten „diploiden“ Zahl 8 auf 4 beschrieben. Die sorgfältigen Studien Claussen's (1908) und seines Schülers Mücke (1908) lassen aber bei allen bis dahin untersuchten Species ein nochmaliges Studium bezüglich der Chromosomenzahl für dringend geboten erscheinen.

Ich führe daher in unserer Liste nur auf:

	Chrom.-Zahl	
<i>Saprolegnia monoica</i>	ca. 10—14	Claussen 1908.
<i>Achlya polyandra</i>	de	
<i>Bary</i>	= de <i>Baryana</i>	
<i>Humphrey</i>	sicher mehr als 8	Mücke 1908.

Auch bei *Aphanomyces laevis* scheint die Chromosomenzahl wesentlich höher als 4 zu sein, Kasanowski (1911), der die Species untersuchte, schwankt zwischen Zahlen wie 12 und 18.

	Chrom.-Zahl	
<i>Olpidiopsis vexans</i>	ca. 6	Barrett 1912.
Synchytriaceae.		
<i>Synchytrium decipiens</i>	4	Griggs ¹⁾ 1909.
„ <i>Taraxaci</i>	4	Bally 1911.
„ <i>Puerariae</i>	5	Kusano 1909.
Rhodochytriaceae.		
<i>Rhodochytrium spec.</i>	8—10	Griggs 1912.
Oochytriaceae.		
<i>Polyphagus Euglenae</i>	10—12	Dangeard 1900 b, Wager 1913.
Ancylistaceae.		
<i>Ancylistes Closterii</i>	2	Dangeard 1906.
Pythiaceae.		
<i>Pythium ultimum</i>	6—8	Trow 1901.
„ <i>de Baryanum</i>	8	Miyake 1901.

Ascomycetes.

Bei den niederen Ascomyceten sind die Kernteilungen wohl sicher denen der höheren nicht gleichwertig. Das gilt (nach der Zusammenfassung bei Guilliermond 1913, p. 408 ff.) wohl für Exoasceen,

¹⁾ Griggs glaubt nicht an eine Chromosomenindividualität bei *Synchytrium*, er meint, daß Mitosen auch auf typische Amitosen folgen können.

Saccharomyceten, Endomycetinen usw. Vielfach sind Amitosen resp. Promitosen beschrieben worden. Über die älteren Angaben, wonach bei *Saccharomyces spec.* 4 typische Chromosomen vorhanden sein sollen, vgl. Pavillard (1910, p. 515).

Auch bezüglich der höheren Ascomyceten ist noch nicht bei allen Forschern die Einigkeit hergestellt. So proklamierten Dangeard (und anfangs auch Maire für die meisten hierher gehörigen Species), daß die haploiden Kerne durchweg aus 4 Chromosomen zusammengesetzt sein sollen. Davon kann aber keine Rede sein, und es ist wohl fraglos, daß die betreffenden Angaben über Chromosomenzählungen bei den Ascomyceten auf Grund schlecht fixierten und gefärbten Materials zustande gekommen sind. In der folgenden Tabelle sind noch einige dieser Zählungen aus dem Jahre 1903 aufgeführt, während andere, die durch spätere Forscher entsprechend verifiziert wurden (wie bei *Pyronema* u. a.), einfach fortgelassen wurden. Die ersteren habe ich nur deshalb noch hier genannt, weil für verwandte Arten gerade von neueren Forschern (Arnaud 1912, Bezssonoff 1914) wieder die 4-Zahl gefunden ist. Schließlich sei noch einer Fehlerquelle Erwähnung getan, die bei den Zählungen einiger englischer Autoren entsprechend zu korrigieren ist. Diese glauben nämlich noch immer an eine zweimalige Kernverschmelzung, sowohl an die „Fusion Harpérienne“, wie an die „Fusion Dangeardienne“, und nehmen eine zweimalige Reduktion im Ascus an. Bei der heterotypen Teilung sollen nun tetravalente Chromosomen in bivalente so getrennt werden, wie sonst bi- in univalente sich sondern. Und eine „zweite Reduktion“ soll nochmals die Chromosomenzahl bis zur haploiden herabsetzen. Diesen Teilungsschritt nennen sie „*Brachymeiosis*“. Claussen (1912) hat aber sicher gezeigt, daß alle derartigen Daten völlig irrig sind: die auf die Kernverschmelzung folgende heterotype Teilung folgt vielmehr ganz dem auch von anderen Pflanzen bekannten Schema.

Terfeziaceae.	Chrom.-Zahl	
<i>Hydnobolites spec.</i>	4—5	Faull 1905.
Erysiphaceae.		
<i>Sphaerotheca castagnei</i>	4	Dangeard 1903.
„ <i>mors uvae</i>	4	Bezssonoff 1914.
<i>Erysiphe communis</i>	8	Harper 1897.
<i>Phyllactinia corylea</i>	8	„ 1905.
<i>Microsphaera Astragali</i>	4	Bezssonoff 1914.
„ <i>Alni</i>	8	Sands 1907.
Perisporiaceae.		
<i>Apiosporium meridionale</i>	4	
(= <i>Capnodium meridionale</i>)		Arnaud 1912.
Phacidiaceae.		
<i>Rhytisma acerinum</i>	4	Maire 1905a.

Chrom.-Zahl.

Pyronemataceae.

<i>Ascodesmis nigricans</i>	4	Dangeard 1903.
<i>Pyronema confluens</i>	ca. 12	Claussen 1912.

Pezizaceae.

<i>Lachnea stercorea</i>	4 ¹⁾	Fraser und Brooks 1909.
„ <i>scutellata</i>	5	Brown 1911.
„ (= <i>Neotiella albocincta</i>)	6—7	Faull 1905.
<i>Peziza</i> (= <i>Humaria</i>) <i>granulata</i>	8 ¹⁾	Fraser u. Brooks 1909.
„ <i>Stevensoniana</i>	8	Harper 1895.
„ (= <i>Pustularia</i>) <i>vesiculosa</i>	8 ¹⁾	Guilliermond 1905, Fraser und Welsford 1908.
„ (= <i>Aleuria</i>) <i>cerea</i>	8	Guilliermond 1905.
„ (= <i>Galactinia</i>) <i>succosa</i>	8 ²⁾	„ 1909, 1911.
„ <i>catinus</i>	16	Guilliermond 1905.
„ (= <i>Humaria</i>) <i>rutilans</i>	16 ¹⁾	„ 1905, Fraser 1906.
<i>Otidea aurantia</i>	4 ¹⁾	Fraser u. Welsford 1908.
„ <i>onotica</i>	8	Guilliermond 1905 ³⁾ .

Ascobolaceae.

<i>Ascobolus furfuraceus</i>	8 ¹⁾	Harper 1895, Fraser u. Brooks 1909.
<i>Ryparobius spec.</i>	ca. 8	Barker 1904.

Geoglossaceae.

<i>Geoglossum glabrum</i>	ca. 8	Jolivette 1910.
---------------------------	-------	-----------------

Helvellaceae.

<i>Morchella esculenta</i>	4	Maire 1905a.
<i>Helvella crispa</i>	4 ¹⁾	Carruthers 1911.

Hypocreaceae.

<i>Hypomyces Thiryanus</i>	4	Maire 1905a ⁴⁾ .
----------------------------	---	-----------------------------

Laboulbeniaceae.

<i>Laboulbenia chaetophora</i>	4	Faull 1912.
--------------------------------	---	-------------

¹⁾ Bei den Angaben von Fraser u. Brooks, Fraser, Fraser u. Welsford u. Carruthers habe ich aus den oben angegebenen Gründen die im ersten Teilungsschnitt beobachtete Chromosomenzahl in unsere Liste gesetzt.

²⁾ Die früheren Angaben von Maire, daß hier eine Rasse mit 4 Chromosomen existiert, denen auch Guilliermond 1905 noch nicht ganz ablehnend gegenübersteht, sind damit wohl als irrig nachgewiesen.

³⁾ Bei *Otidea* besonders, aber auch bei den anderen von G. untersuchten Pilzen sowie bei den von Maire unter 1905a genannten, ist zu berücksichtigen, daß bereits frühere Mitteilungen aus den Jahren 1903 und 1904 bezüglich der Chromosomenzahlen existieren. Ich citiere die mir allein im Augenblick zugänglichen aus dem Jahre 1905, in denen die Literaturhinweise gegeben sind.

⁴⁾ Die Zählung ist Maire hier nicht ganz gesichert. „Nous n'avons pu observer qu'une anaphase de la 2^e division, où il nous a semblé que chaque pôle présentait 4 gros chromosomes, sans que cette numération ait pu être vérifiée.“

Ascolichenes.	Chrom.-Zahl	
<i>Endocarpon miniatum</i>	4	Dangeard 1903.
<i>Peltigera canina</i>	4	Maire 1905 a.
<i>Anaptychia ciliaris</i>	8	„ 1905 a, Guilliermond 1905.

Basidiomycetes.

Der Streit um die Chromosomenzahlen ist hier noch durchaus unentschieden. Die Mitosen sind wegen ihrer Kleinheit schwer zu differenzieren und hauptsächlich bei den allotypen Teilungen näher verfolgt. Selbst hier glauben einige wie Blackmann (1904, p. 356) für Uredineen, daß unter Umständen distinkte Chromosomen fehlen können. „The fact that no splitting can be observed, and the early fusion of the chromosomes suggest that perhaps even here the process may be reduced from a halving of definite chromatin elements to the more or less direct separation of chromatin material as a whole.“ Abgesehen von solchen Auffassungen¹⁾ stehen sich hauptsächlich zwei Ansichten gegenüber. Die eine wird von Wager (1893, 1894, 1910), Juel (1897 b, 1898), Harper (1898, 1902), Ruhland (1901), Petri (1902), Miß S. P. Nichols (1905), Levine (1913) vertreten — dazu kommen noch für die Uredineen Holden und Harper (1903), Blackmann (1904), Christman (1905), Olive (1908), Dittschlag (1910). — Alle diese Autoren glauben, daß die Haploidzahl der Chromosomen mehr als 2 ist. Auf der anderen Seite stehen die Anhänger der Maire'schen (1902) Lehre²⁾, die für die Uredineen bereits von Sappin-Trouffy (1896) ausgesprochen war, wonach die Haploidzahl bei allen Basidiomyceten nicht mehr als 2 ist. Van Bambeke (1903), Fries (1911 a u. b), Malinowski (1913), Mad. Moreau (1913 b, 1914), huldigen dieser Auffassungsweise. Allerdings beobachten auch diese in bestimmten Stadien der beiden allotypen Mitosen und zwar besonders in der heterotypen Teilung eine größere Anzahl distinkter Chromatinkörner. Maire (1902) nannte sie „Protochromosomen“. Sie sollten keine „Individualität“ haben, in variabler Zahl vorhanden sein und schließlich sich zu den 2 Chromosomen vereinigen. Später (1905 b) meint er, daß sie „normalement en nombre fixe à chacune de ces stades“ wären.

Ihre „Variabilität“ bezüglich der Zahl sei nur scheinbar, und rühre davon her, daß die einzelnen Phasen der Mitose (Pro- und

¹⁾ Auch Juel (1898) konnte für einige Arten wie *Coleosporium campanulae* keine individualisierten Chromosomen unterscheiden.

²⁾ Ich citiere wieder die zusammenfassende Arbeit. Eine Anzahl der hier niedergelegten Resultate war bereits in einigen „vorl. Mitteilungen“ publiziert worden.

Anaphasen) nebeneinander berücksichtigt seien und die Längsspaltung der Chromosomen zu verschiedenen Zeiten einsetze. In Wirklichkeit seien überall 8 Protochromosomen vorhanden. Man könnte sie sich so erklären, daß die beiden Längsspaltungen der allotypen Teilungen, sowohl die „Pseudospaltung“ der beiden durch die vorher erfolgte Chromosomenkopulation vereinigten univalenten Partner wie die für die homöotype Mitose „bestimmte“ echte Längsspaltung, schon zu Beginn der I. Metaphase fertig wären. Die haploiden Enkelchromosomen würden dann als gesonderte Körper auftreten. Am Ende der 1. Teilung hätte jeder Dyadenkern nur noch 4 „Protochromosomen“ und am Ende der 2. Teilung nur noch 2: die Haploidzahl wäre erreicht. Maire glaubt dies festgestellt zu haben für *Agaricus (Mycaena) galericulatus*, *Psalliota (Stropharia) semiglobata*, *Amanita pantherina*, *Lycoperdon excipuli-forme*, *Auricularia mesenterica* usw. Ganz abgesehen davon, daß in einem solchen Verhalten der Chromosomen eine große Verschiedenheit gegenüber dem bei den Ascomyceten läge, stimmt nicht mit dieser Maire'schen Deutung die Tatsache, daß die Zahl der „Protochromosomen“ von einigen Autoren auf höher als 8 angegeben wird. So konstatieren Holden und Harper (1903) für *Coleosporium* bis zu 10, Blackman (1904) für *Gymnosporangium* „wenigstens“ 10; Ruhland (1901) sieht (p. 146) bei den von ihm untersuchten Species 8—12 (abgebildet werden Mitosen von *Ulocolla foliacea*, *Coprinus porcellaneus*, *Hypholoma appendiculatum*, *Armillaria mellea*). Miß Nichols (1905) weiß auch bei verschiedenen Hymenomycetenspecies von 8 oder mehr Chromatinkörpern zu sprechen. Wager (1911) sagt ferner ausdrücklich, daß zwar in der heterotypen Mitose die „bivalente“ Zahl 8 erscheine, daß aber in der homöotypen die 4 Chromosomen nicht weiter in 2 + 2 aufgeteilt werden, sondern sich längsspalten und in 4-Zahl bleiben können. Sogar ein Anhänger der Maire'schen Lehre: Malinowski (1913), sieht bei *Cyathus olla* bis zu 14 Chromatinkörnern.

Hier ist jedenfalls noch keine Klärung. Und Kniep, der im allgemeinen der ersteren von uns skizzierten Lehre anhängt, daß die Chromosomenzahl mehr als 2 betrage (1911, 1913), hat wohl recht, wenn er (1911, p. 540) meint, der Chromosomenbegriff sei hier noch ein „provisorischer“.

In der folgenden Tabelle werden wir die Anhänger beider Heerlager nebeneinander finden; die Liste ist also in der einen oder anderen Richtung einer prinzipiellen Korrektur bedürftig. Ich bemerke noch, daß ich von den zahlreichen durch Sappin-Trouffy und Maire untersuchten Species nur diejenigen anführe, bei denen sie ausdrücklich Mitosen beschrieben oder abgebildet haben. Von einer weiteren Anzahl heißt es bei den beiden französischen Autoren außerdem, es zeigten sich keine Verschiedenheiten gegenüber den anderen Arten. Man wolle diese in den Originalabhandlungen einsehen.

Ustilagineae.		Chrom.-Zahl	
<i>Ustilago scabiosa</i>	ca. 8—10	Harper 1898.	
Uredineae ¹⁾ .			
Endophyllaceae.			
<i>Endophyllum Sempervivi</i>	2	Maire 1902.	
„ <i>Euphorbiae silvaticae</i>	2	Sappin-Trouffy 1896.	
Melampsoraceae.			
<i>Cronartium flaccidum</i>	2	Sappin-Trouffy 1896.	
<i>Melampsora Helioscopiae</i>	2	„ 1896.	
„ <i>betulina</i>	2	„ 1896.	
<i>Thecopsora areolata</i>	2	„ 1896.	
Pucciniaceae.			
<i>Gymnosporangium Sabinae</i>	2	Sappin-Trouffy 1896.	
„ <i>clavariaeforme</i>	2	„ 1896.	
„ „ wenigstens	10	Blackman 1904 ²⁾ .	
<i>Uromyces Betae</i>	2	Sappin-Trouffy 1896.	
„ <i>Erythronii</i>	2	„ 1896.	
„ <i>Ficariae</i>	2	„ 1896.	
<i>Puccinia graminis</i>	2	„ 1896.	
„ <i>Polygoni</i>	2	„ 1896.	
„ „ <i>rubigo vera</i> “	2	„ 1896.	
„ <i>Liliacearum</i>	2	Maire 1902.	
„ <i>Bunii</i>	2	„ 1902.	
„ <i>Falcaria</i> mehr als	2	Dittschlag 1910.	
<i>Phragmidium Rubi</i>	2	Sappin-Trouffy 1896.	
„ <i>subcorticium</i>	2	Moreau 1914.	
„ <i>violaceum</i> mehr als	2	Blackman 1904.	
„ <i>speciosum</i> „ „	2	Christman 1905.	
<i>Triphragmium Ulmariae</i>	2	Sappin-Trouffy 1896.	
„ „	8	Olive 1908.	
„ <i>Isopyri</i>	2	Sappin-Trouffy 1896.	
Coleosporiaceae.			
<i>Coleosporium Senecionis</i>	2	Sappin-Trouffy 1896, Moreau 1914.	
„ <i>Sonchi</i> ³⁾	2	Sappin-Trouffy 1896.	
„ „ ca. 6—10		Holden und Harper 1903.	

¹⁾ Die älteren Angaben von Poirault u. Raciborski (1895a u. b) übergehen wir. Die Verf. glauben überall nur 1 Chromosom nachweisen zu können (1895b, p. 309). Bei Maire (1902) findet sich eine ausführliche Auseinandersetzung mit diesen Pionieren der Uredineencytologie.

²⁾ Blackman bemerkt p. 332 aber, „they seem soon to lose their individuality“.

³⁾ Blackman (1904, p. 355) weist darauf hin, daß unter diesem Namen zahlreiche verschiedene „Formen“ zusammengefaßt werden.

Noch 1910 (p. 775) beschreibt V. H. Blackman für *Coleosporium Tussilaginis*, daß bei den Teilungen des Teleutosporenkerns zwar eine scharf abgegrenzte Spindel zu sehen sei, daß aber das Chromatin nur „granular“ wäre. „The granular material becomes arranged on the spindle, and is then drawn apart towards the poles without the formation of chromosomes“.

Auriculariaceae. Chrom.-Zahl
Auricularia mesenterica 2 Maire 1902.

Tremellaceae.
Sebacina effusa 2 „ 1902.
Exidia truncata wechselnde Zahl
 von Chromatinkörnern Juel 1898.
Gyrocephalus rufus 2 Maire 1902.

Autobasidiomycetes.

Dacryomycetaceae.
Dacryomyces delinquens
 Variable Zahl von
 Chromatinkörnern Juel 1898.
 „ „ 2 Maire 1902.

Tulasnellaceae.
*Tulasnella thelephorea*¹⁾
 (= *Muciporus corticola*) ca. 4 Juel 1897b.

Exobasidiaceae.
Exobasidium Andromedae ca. 2 Maire 1902.

Hypochnaceae.
Hypochnus terrestris 4 Kniep 1913.
 „ *subtilis* ca. 8—12 Harper 1902.

Thelephoraceae.
Corticium comedens 2 Maire 1902.
Cyphella ampla 2 (aber wenig scharf begrenzt)
 Maire 1902.

Clavariaceae.
Clavaria rugosa 2 Maire 1902.
Dictyolus bryophilus 2 „ 1902.

Polyporaceae.
Fistulina hepatica 2 „ 1902.
Boletus regius 2 „ 1902.
 „ *granulatus* 3—4 Levine 1913.
 „ *albellus* 3—4 „ 1913.
 „ *vermiculosus* 3—4 „ 1913.

¹⁾ Juel (1914) weist nach, daß die von ihm früher aufgestellte Gattung *Muciporus* zu streichen und die Speciesbezeichnung entsprechend zu verändern sei.

Chrom.-Zahl

<i>Boletus versipellis</i>	3—4	Levine 1913.
„ <i>chrysenteron</i>	3—4	„ 1913.
Agaricaceae.		
<i>Cantharellus cinereus</i>	2	Maire 1902.
<i>Paxillus involutus</i>	2	„ 1902.
<i>Hygrophorus conicus</i>	2	„ 1902, Fries 1911 b.
„ <i>ceraceus</i>	2	„ 1902.
„ <i>agathosmos</i>	2	„ 1902.
„ <i>lucorum</i>	2	„ 1902.
<i>Lactaria deliciosa</i>	2	„ 1902.
<i>Coprinarius</i> (= <i>Psathyrella</i>)		
<i>disseminatus</i>	2	Maire 1902.
<i>Hypholoma appendiculatum</i>	2	„ 1902.
„ <i>perplexum</i> 8 oder mehr		S. P. Nichols 1905.
<i>Psalliota</i> (= <i>Stropharia</i>) <i>semi-globata</i>	2	Maire 1902.
<i>Pholiota lucifera</i>	2	„ 1902.
„ <i>praecox</i>	6—8	Wager 1911.
<i>Agaricus</i> (= <i>Mycena</i>) <i>galeri-culatus</i>	2	Maire 1902.
„ „	4	Wager 1911.
„ (= <i>Clitocybe</i>) <i>aurantiacus</i>	2	Maire 1902.
<i>Armillaria mellea</i>	4	Kniep ¹⁾ 1911.
<i>Amanita pantherina</i>	2	Maire 1902.
Hymenogastrineae.		
<i>Hydnangium carneum</i>	5—6	Petri 1902.
„ „	2	van Bambeke 1903.
Lycoperdineae.		
<i>Lycoperdon caelatum</i>	2	Maire 1902.
„ <i>pisiforme</i>	2	„ 1902.
„ <i>excipuliforme</i>	2	„ 1902.
<i>Geaster fimbriatus</i>	2	„ 1902.
Nidularineae.		
<i>Nidularia globosa</i>	2	„ 1902
„ <i>pisiformis</i>	2	Fries 1911 a.
<i>Cyathus olla</i>	2	Malinowski 1913.
Plectobasidineae.		
<i>Scleroderma vulgare</i>	2	Maire 1902.

¹⁾ Es ist noch fraglich, ob dies die haploide oder die diploide Zahl bedeutet.

Hepaticae.

Ricciaceae.	Chrom.-Zahl	
<i>Riccia lutescens</i>	4	Lewis 1906.
„ <i>crystallina</i>	4	„ 1906.
„ <i>glauca</i>	7—8	Beer 1906 b.
„ <i>Frostii</i>	8	Black 1913.
<i>Ricciocarpus natans</i>	4	Garber 1904.
Marchantiaceae.		
<i>Corsinia marchantioides</i>	11(—12)	K. Meyer 1911.
<i>Conocephalus</i> (= <i>Fegatella</i>)		
<i>conicus</i>	8	Farmer 1895, Bolleter 1905.
<i>Chomiocarpus quadratus</i>		
(= <i>Preissia commutata</i>)	8	Graham 1913.
<i>Marchantia polymorpha</i>	8	Schottländer 1892.
Anthocerotaceae.		
<i>Anthoceros laevis</i>	4	Davis 1899.
Jungermanniaceae.		
<i>Riella Clausonis</i>	8	Kruch 1891.
<i>Pallavicinia decipiens</i>	4	Farmer 1894.
„ <i>Lyellii</i>	8	Moore 1903, 1905.
<i>Monoclea Forsteri</i>	8—10	Johnson 1904.
<i>Pellia epiphylla</i>	8	Farmer und Reeves 1894, Farmer 1895.
<i>Blasia pusilla</i>	5—6	Woodburn 1913.
<i>Trebisia insignis</i>	8	Grün 1913.
<i>Fossombronina Dumortieri</i>	8	Farmer 1895.
<i>Bellincinia</i> (= <i>Porella</i>) <i>spec.</i>	6	Woodburn 1911.

Nach den Figuren auf pl. XVII der Arbeit von Farmer (1895) zu urteilen, würden auch in unsere Liste zu setzen sein:

<i>Lophocolea ciliolata</i>	8	Farmer 1895.
<i>Scapania undulata</i>	8	„ 1895.

Musci.

Bryaceae.		
<i>Bryum capillare</i>	10	Él. und Ém. Marchal 1911.
„ „ <i>var. bivalens</i>	20	„ „ 1911.
Mniaceae.		
<i>Mnium hornum</i>	6	Wilson 1909.
„ „ <i>var. bivalens</i>	12	Él. und Ém. Marchal 1911.

Polytrichaceae. Chrom.-Zahl

<i>Polytrichum juniperinum</i>	6	Arens 1907a ¹⁾ , van Leeuwen 1907.
„ <i>piliferum</i>	6	van Leeuwen 1907.
„ <i>formosum</i>	6	„ „ 1907.
<i>Pogonatum rhopalophorum</i>	8	Ikeno 1904.
<i>Catharinaea</i> (= <i>Atrichum</i>)		
<i>angustata</i>	8	„ 1904.
<i>Catharinaea undulata</i>	17	Wilson 1911.

Hypnaceae.

<i>Amblystegium serpens</i>	12	Él. und Ém. Marchal 1911.
„ <i>serpens</i> var. <i>bivalens</i>	24	„ „ 1911.
„ „ var. <i>tetravalens</i> (48)		„ „ diese künstlich erzeugte Rasse (1909) ist bisher cytologisch noch nicht untersucht.
„ <i>irriguum</i>	12	Él. und Ém. Marchal 1912.
„ <i>riparium</i>	24	„ „ 1912.

Filicales.

Hymenophyllaceae.

<i>Trichomanes Kaulfussii</i> $\times$ ca. 40	Georgevitch 1910 ²⁾ .
var. <i>aposporum</i>	

Cyatheaceae.

<i>Alsophila excelsa</i>	ca. 60	Gregory 1904.
--------------------------	--------	---------------

Polypodiaceae.

<i>Cystopteris fragilis</i>	32	W. C. Stevens 1898.
<i>Onoclea sensibilis</i>	32	Gregory 1904.
<i>Dryopteris</i> (= <i>Nephrodium</i>) <i>filix</i>		
mas. var. <i>pseudomas</i> ³⁾	ca. 72	Farmer u. Digby 1907.
<i>Dryopteris filix mas</i> var. <i>polydactyla</i> Wills.	(64—)66	„ „ 1907.
<i>Dryopteris filix mas</i> var. <i>polydactyla</i> Dadds.	90(—96)	„ „ 1907.

¹⁾ Im Texte der Arbeit steht 8 Chrom., mit Genehmigung des Verf. habe ich s. Z. bei einem Referat (in Bot. Centralbl., Bd. 107, p. 611, 1908) diese in die richtige Zahl 6 korrigiert.

²⁾ Da die untersuchten Exemplare apospor und apogam sind, weiß Verf. nicht, ob die ca. 80 von ihm aufgefundenen Chromosomen die Haploid- oder Diploidzahl bedeuten. Nach Goebel's Organographie (1913, p. 419) ist das sich ähnlich verhaltende *Trich. Kraussii* „wie kaum zu bezweifeln“ diploid. Darum habe ich in in unsere Tabelle die Zahl 40 als haploid geschrieben.

³⁾ Die Var. dürfte der typischen Form sehr nahe stehen (vgl. Lang 1898, p. 212).

Chrom.-Zahl

<i>Dryopteris filix mas</i> var.		
<i>crenata</i>	× 36—38	de Litardière 1912.
<i>Dryopteris cristata</i> var. <i>apospora</i> Cropper ¹⁾	60—78	Farmer u. Digby 1907.
<i>Dryopteris mollis</i>	64—66	Yamanouchi 1907.
<i>Fadyenia prolifera</i>	32	Gregory 1904.
<i>Davallia capensis</i>	32	„ 1904.
<i>Asplenium marinum</i>	ca. 32	„ 1904.

(Die Pflanze wird auch als Hybride zwischen *Asplenium Ceterach* und *Scolopendrium vulgare* aufgefaßt.)

„ <i>bulbiferum</i>	× 32	de Litardière 1912.
<i>Scolopendrium vulgare</i>	32	W. C. Stevens 1898.
„ „ var. <i>cristatum Drummondaeca</i>	70—100	Farmer u. Digby 1907.
<i>Athyrium filix femina</i> ca. 38—40		„ „ 1907.
„ „ „ var. <i>clarrissima</i> Bolton ca. $\frac{84}{2} = \times 42$ ²⁾		„ „ 1907.
<i>Athyrium filix femina</i> var. <i>clarrissima</i> Jones ca. $\frac{90}{2} = \times 45$ ²⁾		„ „ 1907.
<i>Athyrium filix femina</i> var. <i>uncoglomerata</i> Stansfield ca. $\frac{100}{2} = \times 50$ ²⁾		„ „ 1907.
<i>Adiantum cuneatum</i>	× ca. 32	de Litardière 1912.
<i>Pteris multifida</i>	× 26	„ „ 1912.
„ <i>tremula</i>	32 ³⁾	Gregory 1904.
<i>Pteridium aquilinum</i>	32	W. C. Stevens 1898.

¹⁾ Auf p. 180 heißt es ursprünglich „var. *cristata apospora* Druery“. In einer dem Sep.-Abdr. beigegebenen Korrektur ist statt Druery Cropper gesetzt.

²⁾ Die haploide Zahl kommt in Wirklichkeit ebenso wie bei dem obengenannten *Trichomanes* nicht vor, da die Pflanzen sowohl im Gameto- wie im Sporophyten diploid sind.

³⁾ Bei *Pteris tremula* waren von Calkins (1897) als haploide Chromosomenzahl ca. 60—65 angegeben worden. Wenn dieser Verf. nicht besondere Rassen untersucht hat, dürfte diese Zahl weitaus zu hoch sein.

de Litardière und andere Autoren haben auch ihre Zweifel ausgesprochen, ob die Zählungen bei den obengenannten Farnvarietäten, die Farmer u. Digby ausgeführt haben, korrekt sind. Es wäre möglich, daß manche schon längsgespaltene Chromosomen doppelt gezählt wurden. Daher ist vielleicht die große scheinbare Variabilität der Zahl zu erklären.

Chrom.-Zahl

<i>Polypodium aureum</i>	34	Farmer u. Digby 1910.
„ <i>vulgare</i>	ca. 90	„ „ 1910.
„ „ <i>var. elegantissimum</i>	ca. 90	„ „ 1910.
<i>Polypodium aureum</i> × <i>vulgare</i> <i>var. elegantissimum</i>	95—105	„ „ 1910.
Osmundaceae.		
<i>Osmunda regalis</i>	22	Strasburger 1899 ¹⁾ .
„ <i>cinnamomea</i>	22	Yamanouchi 1910.
Marsiliaceae.		
<i>Marsilia nardus</i>	16	Strasburger 1907 a.
„ <i>vestita</i>	16	„ 1907 a.
„ <i>quadrifolia</i>	16	„ 1907 a.
„ <i>elata</i>	16	„ 1907 a.
„ <i>hirsuta</i>	16	Strasburger 1907 a.
„ <i>macra</i>	16	„ 1907 a.
„ <i>Drummondii</i>	$\frac{32}{2} = \times 16^2)$	„ 1907 a.
Salviniaceae.		
<i>Salvinia natans</i> ³⁾	4	Arnoldi 1910.
„ „	8	Kundt 1911, Yasui 1911.
Ophioglossaceae.		
<i>Ophioglossum reticulatum</i>	ca. 100—120	Burlingame 1907.
<i>Helminthostachys ceylanica</i>	ca. 40—60	Beer 1906 a.

Equisetales.

<i>Equisetum limosum</i>	ca. 45—50	Boenicke 1911.
„ <i>arvense</i>	ca. 115	Beer 1913.

(Die Zählungen variierten hier zwischen 94 und 136.)

¹⁾ Hier finden sich auch entsprechende Angaben Guignard's vor, die mir im Augenblick nicht zugänglich sind. Die frühere Zählung Strasburger's, wonach nur 12 Chromosomen vorhanden sind, wird ausdrücklich zurückgenommen.

²⁾ Die Species bleibt in Wirklichkeit diploid auch während der Gametophyt-generation.

³⁾ Ich muß es dahingestellt sein lassen, ob es sich hier um 2 Rassen handelt, die verschiedene Chromosomenzahlen besitzen, oder ob eine der Zählungen unkorrekt ist.

Lycopodiales.**Psilotaceae.** Chrom.-Zahl

Psilotum triquetrum ca. 48—50 Rosen 1896.

Über die sonstigen *Lycopodiales* sowie die *Isoetales* habe ich keine Angaben finden können. Wie sehr überhaupt bei vielen Archegoniaten die Chromosomenforschung im argen liegt, zeigt wohl besonders eindringlich das schöne Buch von Campbell (1905), das vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus die Forschungsergebnisse zusammenstellt. Es hätte so nahe gelegen, hierbei auch der Chromosomenzählungen zu gedenken, doch sind diese nur ganz gelegentlich und völlig unvollständig berücksichtigt.

Gymnospermae.**Cycadales.****Cycadaceae.** Chrom.-Zahl

<i>Dioon edule</i>	12	Chamberlain 1906.
<i>Zamia floridana</i>	12 ¹⁾	F. G. Smith 1907.
<i>Ceratozamia mexicana</i>	12 ¹⁾	„ 1907.

Ginkgoales.**Ginkgoaceae.**

<i>Ginkgo biloba</i>	12	Cardiff 1906, M. Ishikawa 1910 ²⁾ .
----------------------	----	--

Coniferales.**Taxaceae.**

<i>Podocarpus chinensis</i>	× 6	Shibata 1902 ³⁾
„ <i>latifolia</i>	× 8	Strasburger 1908 b ³⁾ .
„ <i>Totarra Hallii</i>	12	Burlingame 1908.
„ <i>nivalis</i>	12	„ 1908.
<i>Cephalotaxus drupacea</i>	10	Lawson 1907.
<i>Torreya californica</i>	ca. 8	Robertson 1904.
<i>Taxus baccata</i>	8	E. Overton 1893, Strasburger 1904a.

¹⁾ Die älteren Angaben einiger Autoren, daß 8 Chromosomen die Haploidzahl bilden, scheinen sicher irrig zu sein, da Grace Smith bei *Zamia* in 25 Zählungen immer 12 Chromosomen fand, bei *Ceratozamia* unter 50 Zählungen wenigstens in 46, während hier in 3 Fällen 11 Chromosomen, in einem Fall 13 Chromosomen gesehen wurden.

²⁾ Hier auch die Angaben über irrtümliche frühere Zählungen.

³⁾ Die Angaben sind wohl einer Korrektur zu unterziehen. Sie wurden an somatischen Mitosen gewonnen.

Pinaceae.	Chrom.-Zahl	
<i>Araucaria brasiliensis</i>	8	Burlingame 1913.
„ <i>Bidwillii</i>	ca. 12	Lopriore 1905.
<i>Picea excelsa</i>	12	Miyake 1903 a.
<i>Tsuga canadensis</i>	12	Murrill 1900.
<i>Abies balsamea</i>	12	Miyake 1903 b.
<i>Larix europaea</i>	12	Strasburger 1892.
„ <i>sibirica</i>	12	Juel 1900 b.
„ <i>leptolepis</i>	12	C. Ishikawa 1901.
„ <i>dahurica</i>	12	Wóycicki 1906.
<i>Pseudolarix Kaempferi</i>	12	Miyake u. Yasui 1911.
<i>Pinus silvestris</i>	12	Strasburger 1892, Blackman 1898.
„ <i>Laricio</i>	12	Chamberlain 1899.
„ <i>Strobus</i>	12	Ferguson 1901, 1904.
<i>Sciadopitys verticillata</i>	8	Lawson 1910.
<i>Cunninghamia sinensis</i>	12	Miyake 1911.
<i>Sequoia sempervirens</i>	16	Lawson 1904 a.
<i>Cryptomeria japonica</i>	9—10	„ 1904 b.
<i>Taxodium distichum</i>	11—(12)	Coker 1903.
<i>Actinostrobus pyramidalis</i>	8	Saxton 1913 a.
<i>Callitris</i> (= <i>Widdringtonia</i>)		
„ <i>cupressoides</i>	6	„ 1909.
„ <i>cupressiformis</i>	12	„ 1909.
„ <i>Mülleri</i>	12	„ 1909.
„ <i>quadrivalvis</i> (= <i>Tetrclinis articulata</i>)	12	Saxton 1913 b.
<i>Thuja occidentalis</i>	8	Knischewski 1904 ¹⁾ .
<i>Juniperus communis</i>	11	Norén 1907.

Gnetales.

Gnetaceae.		
<i>Ephedra heloetica</i>	8	Jaccard 1894, Sigrianski 1913.
„ <i>trifurca</i>	12	Land 1904.
<i>Wehwitschia mirabilis</i>	ca. 25	Pearson 1909.
<i>Gnetum Gnemon</i>	12	Coulter 1908.
„ <i>africanum</i>	ca. 12	Pearson 1912.

¹⁾ Land (1902) hatte 12 Chromosomen gefunden. Diese Zahl wäre am ersten zu erwarten gewesen mit Rücksicht auf das Verhalten bei den meisten Gymnospermen. Frl. Knischewski weist sie aber ausdrücklich zurück, und da die Arbeit unter der Leitung von Ernst-Zürich gemacht ist, habe ich die Zahl 8 aufgenommen. Es kommt dazu, daß Land zu der Zahl 12 nur an dem Studium der „jacket-cells“ der Archegonien gekommen ist. (p. 253) „Shortly after fertilization the jacket cells break down, and in many cells the chromosomes become separated, and are then in a favorable condition for counting, the gametophyte number being twelve“.

Angiospermae.

Dicotyledoneae.

Casuarinaceae.	Chrom.-Zahl	
<i>Casuarina spec.</i>	zw. 8—12	Juel 1902.
Saururaceae.		
<i>Houttuynia cordata</i>	$\times 26—28^1)$	Shibata u. Miyake 1908 a u. b.
Piperaceae.		
<i>Peperomia Sintenisii</i>	8	Brown 1908.
„ <i>pellucida</i>	10—12	„ 1908.
Moraceae.		
<i>Morus indica</i>	14	Tahara 1910 b.
„ <i>alba</i>	14	„ 1910 b.
„ „ <i>var. Shirowase</i>	17	„ 1910 b.
(Diese Var. besaß in den vegetativen Kernen 40—50 Chromosomen. Im Gametophyten wurden aber niemals 20—25 gesehen. Verf. ist sich nicht klar, ob wirklich die Haploidzahl = 17 ist.)		
<i>Humulus japonicus</i>	8 ²⁾	Winge 1914.
„ <i>Lupulus</i>	10	„ 1914, Tournois 1914.
<i>Cannabis sativa</i>	10	Strasburger 1910 c.
Urticaceae.		
<i>Urtica dioica</i>	16	Strasburger 1910 b.
<i>Elatostema acuminatum</i>	16	„ 1910 b.
„ <i>sessile</i>	$\times 16$	„ 1910 b.
Proteaceae.		
<i>Protea lepidocarpon</i>	12	Ballantine 1909.
Loranthaceae.		
<i>Dendrophthora opuntioides</i>	$\times 9—11$	York 1913.
„ <i>gracile</i>	$\times 9—10$	„ 1913.
Aristolochiaceae.		
<i>Aristolochia Clematitis</i>	7	Samuelsson 1914.

¹⁾ Eine Reduktion der Chromosomenzahl unterbleibt bei dieser oöapogamen Pflanze selbst während der Teilungen des Pollenmutterzellkerns. Der ganze Entwicklungscyclus wird mit der diploiden Chromosomenzahl zurückgelegt. Die in die Liste gesetzte haploide ist somit wieder nur „rechnerisch“ gewonnen.

²⁾ Tournois zählt auch bei *Humulus japonicus* 10 Chromosomen, scheint aber, wie Winge bemerkt, auf eventuelle Unterschiede in der Zahl gegenüber *H. Lupulus* nicht geachtet zu haben. Er sagt selbst (p. 70), die Zählung wäre hier „plus délicate“ als bei *H. Lupulus* gewesen.

Rafflesiaceae. Chrom.-Zahl*Rafflesia Patma* 12 Ernst u. Schmid 1913.**Balanophoraceae.***Balanophora elongata* $\times 8(?)$ Ernst 1914.

(Die genaue Chrom.-Zahl war nicht festzustellen, s. Erklärung zu Fig. 15 Taf. I.)

Polygonaceae.*Rumex acetosa* 8 Roth 1906." *hispanicus* 8 " 1906." *arifolius* 8 " 1906." *nivalis* 8 " 1906." *scutatus* 12 " 1906." *acetosella* 16 " 1906." *cordifolius* ca. 20 " 1906.*Fagopyrum esculentum* 8 N. E. Stevens 1912.**Chenopodiaceae.***Beta vulgaris* 8 Mattiessen (cit. b. Franck 1911).*Atriplex hastata* $\times$ ca. 12 Rosenberg 1909 c.*Spinacia oleracea* 6 Stomps 1910.**Nyctaginaceae.***Mirabilis Jalapa* $\times$ *tubiflora*
ca. 16 Tischler 1907, 1908.

(Die Eltern unterscheiden sich wahrscheinlich nicht in ihrer Chromosomenzahl, wie aus den meist ganz normal verlaufenden allotypen Mitosen des Bastards erschlossen werden darf. „Ungepaarte“ Chromosomen fehlten sicher.)

Cynocrambaceae.*Thelygonum Cynocrambe* 10 Schneider 1913.**Caryophyllaceae.***Melandryum rubrum* 12 Strasburger 1910 c.**Nymphaeaceae.***Cabomba caroliniana* 12 Nitzschke 1914.*Nuphar luteum* 16 Guignard 1897." " $\times$ 17 Rosenberg 1909.*Nymphaea alba*¹⁾ 32 Guignard 1897.

" " 48 Strasburger 1899.

Ceratophyllaceae.*Ceratophyllum submersum* 12 Strasburger 1902.¹⁾ Es wird zu prüfen sein, ob es sich bei *Nymphaea alba* um Rassen mit verschiedener Chromosomenzahl handeln kann.

Ranunculaceae.	Chrom.-Zahl	
<i>Paeonia officinalis</i>	8	Wefelscheid 1911.
„ <i>peregrina</i>	8	„ 1911.
„ „mehrere Arten“	12	E. Overton 1893.
<i>Trollius europaeus</i>	11—12	Lundegårdh 1914b.
<i>Helleborus foetidus</i>	12	Strasburger 1888.
„ <i>viridis</i>	12	Franck 1911.
<i>Delphinium Ajacis</i>	12	Boenicke 1911.
<i>Aconitum napellus</i>	12	E. Overton 1893.
<i>Thalictrum minus</i>	12	J. B. Overton 1909.
„ <i>purpurascens</i>	24	„ 1909.

Die Angabe von Guignard 1885 (p. 343), daß in den Kernen des Embryosackwandbeleges von *Clematis recta* nur 16 Chromosomen seien, ist wohl korrekturbedürftig. $3x = 16$ würde auf eine Haploidzahl von nur ca. 5 Chromosomen schließen lassen.

Lardizabalaceae.	Chrom.-Zahl	
<i>Akebia quinata</i>	16	Velser 1913.
Berberidaceae.		
<i>Podophyllum peltatum</i>	8	Mottier 1897.
Magnoliaceae.		
<i>Magnolia virginiana</i>	19	Maneval 1914.
„ <i>Yulan</i>	ca. 40	Guignard 1897.
„ „mehr als 50		Wefelscheid 1911.
„ <i>obovata</i>	ca. 48	Andrews 1901.
„ „mehr als 50		Wefelscheid 1911.
„ <i>Soulageana</i> Hort		
= <i>Yulan</i> $\times$ <i>obovata</i>		
(oder Var. von <i>Yulan</i>)		
= ca. 40		Guignard 1897.
„ <i>Lenneana</i> Hort		
= <i>Yulan</i> $\times$ <i>obovata</i>		
mehr als 50		Wefelscheid 1911.
<i>Liriodendron tulipifera</i>	19	Maneval 1914.
<i>Drimys Winteri</i>	ca. 36	Strasburger 1905a.
Calycanthaceae.		
<i>Calycanthus florida</i>	12	J. B. Overton 1905.
Papaveraceae.		
<i>Chelidonium maius</i>	8	Boenicke 1911.
„ „		„ 1911.
<i>fr. laciniatum</i>	8	
<i>Corydalis pumila</i>	$\times$ ca. 8	Němec 1910a.

Cruciferae.		Chrom.-Zahl	
<i>Iberis pinnata</i>	8	Laibach	1907.
<i>Sisymbrium strictissimum</i>	8	"	1907.
<i>Brassica napus</i>	16	"	1907.
<i>Capsella bursa pastoris</i>	16	Rosenberg	1904b, Laibach 1907.
<i>Lunaria biennis</i>	12	Laibach	1907.
<i>Stenophragma Thalianum</i>	5	"	1907.
<i>Alyssum saxatile</i>	8	"	1907.
" <i>Wierzbikii</i>	8	"	1907.
" <i>argenteum</i>	8	"	1907.
Sarraceniaceae.			
<i>Sarracenia purpurea</i>	12	Shreve	1906.
" <i>rubra</i>	12	M. L. Nichols	1908.
" <i>variolaris</i>	12	"	1908.
Droseraceae.			
<i>Drosera rotundifolia</i>	10	Rosenberg	1903, 1904a, 1909d.
" <i>longifolia</i>	20	"	1903, 1904a, 1909d.
" <i>rotundifolia</i> ×			
<i>longifolia</i> × $\frac{10 + 20}{2}$		"	1903, 1904a, 1909d.
Podostemaceae.			
<i>Lawia ceylanica</i>	10	Magnus	1913.
<i>Oenone Imthurni</i> ca. 12—14		Went	1910.
<i>Mourera fluviatilis</i> ca. 14		Went	1910.
Saxifragaceae.			
<i>Saxifraga sponhemica</i>	15	Pace	1912.
" <i>granulata</i> mehr als 30		Juel	1907.
<i>Parnassia palustris</i>	10	Pace	1912.
<i>Philadelphus coronarius</i>	10	v. d. Elst	1909.
<i>Ribes intermedium</i>	8	Tischler	1906a.
" <i>Gordonianum</i>	8	"	1906a.
" <i>pallidum</i>	10	Himmelbaur	1912.

Die 3 untersuchten *Ribes*-Arten sind Bastarde. Im großen und ganzen sind die meiotischen Teilungen regelmäßig, d. h. sie können wenigstens ohne alle „überzähligen“ Chromosomen sein. Das macht wahrscheinlich, daß sich auch die Eltern jeder Hybride in ihren Chromosomenzahlen nicht unterscheiden. Demnach würden also *Ribes glutinosum* (resp. *albidum*), *nigrum*, *sanguineum* und *aureum* 8 Chromosomen, *R. rubrum* und *petraeum* 10 Chromosomen besitzen.

Rosaceae ¹⁾ .		Chrom.-Zahl	
<i>Mespilus germanica</i>	16	I. Meyer 1915.	
<i>Crataegus monogyna</i>	16	" 1915.	
<i>Rubus</i> „fruticosus“	6	Strasburger 1904 b.	
„ biflorus	6	" 1904 b.	
„ leucodermis	6	" 1904 b.	
<i>Potentilla rupestris</i>	8	Forenbacher 1914.	
„ <i>Tabernaemontani</i>	16	Tischler 1907, 1908.	
„ <i>Tab. × rubens</i>	16	" 1907, 1908.	
„ <i>silvestris</i>	16	Forenbacher 1914.	
„ <i>anserina</i>	16	" 1914.	
„ <i>reptans</i>	16	" 1914.	
<i>Achimilla arvensis</i>	16	Murbeck 1901, Strasburger 1904 b.	
„ <i>Sect. Eualchimilla</i>	32	Murbeck 1901, Strasburger 1904 b.	
speziell auch die fertilen Elementararten:			
„ <i>pentaphylla</i>	32	Strasburger 1904 b.	
„ <i>grossidens</i>	32	" 1904 b.	
„ <i>cuneata</i> (Bastard)	32	" 1904 b.	
<i>Rosa livida</i>	8	" 1904 b.	
„ <i>cinnamomea</i>	8	" 1904 b.	
„ <i>canina</i>	8	" 1904 b.	
„ „ <i>var. persaticifolia</i>	16—17	Rosenberg 1909 b.	
„ <i>glauca var. Afzeliana</i>	16—17	" 1909 b.	
Leguminosae.			
<i>Cassia tomentosa</i>	12	Saxton 1907.	
<i>Laburnum vulgare</i>	24	Strasburger 1905 b.	
<i>Cytisus purpureus</i>	24	" 1905 b.	
<i>Trifolium repens</i>	ca. 12	Martin 1914.	
<i>Vicia Faba</i>	6	Němec 1910, Sharp 1914.	
„ <i>cracca</i>	6	Sakamura 1914.	
<i>Pisum sativum</i>	7	Cannon 1903 b.	
<i>Dolichos multiflorus</i>	× 12	Němec 1910 a.	
Rutaceae.			
<i>Citrus aurantium</i>			
„ <i>subsp. amara</i>	8	Strasburger 1907 b.	
„ „ <i>subsp. sinensis</i>	8	" 1907 b.	

¹⁾ Die Angabe von Osterwalder (1910), daß die haploide Chromosomenzahl bei *Pirus communis* nur 4 zu betragen scheint, möchte ich nicht in unsere Liste aufnehmen, da eine eingehendere cytologische Darstellung bisher nicht gegeben wurde.

<i>Citrus medica</i>	Chrom.-Zahl	
<i>subsp. Bajoura</i>	8	Strasburger 1907 b.
„ <i>nobilis</i> fr. „Unshu“	8	Osawa 1912.
Polygalaceae.		
<i>Epirrhanthes cylindrica</i>	11	Schadowski 1911.
„ <i>elongata</i>	24 ¹⁾	Wirz 1910.
Euphorbiaceae.		
<i>Mercurialis annua</i>	8	Strasburger 1910 c.
<i>Ricinus zanzibariensis</i>	× 10	Němec 1910 a.
<i>Euphorbia helioscopia</i>	× 6	„ 1910 a.
Empetraceae.		
<i>Empetrum nigrum</i> bei Poll.		
M. Z.	= ca. 30	Samuelsson 1913.
bei Embryosack M. Z.	7—8	

Der sehr eigenartige Widerspruch zwischen den beobachteten Zahlen der Chromosomen in den Pollen- und in den Embryosack-Mutterzellen ist bisher nicht aufgeklärt.

Coriariaceae.		
<i>Coriaria myrtifolia</i>	ca. 40	Grimm 1912.
Anacardiaceae.		
<i>Rhus toxicodendron</i>	15	Grimm 1912.
Staphylaeaceae.		
<i>Staphylaea trifoliata</i>	ca. 36	Mottier 1914.
Aceraceae.		
<i>Acer platanoides</i>	ca. 11	Cardiff 1906.
„ <i>negundo</i>	ca. 12	Mottier 1914.
„ <i>rubrum</i>	ca. 36	„ 1914.
Malvaceae.		
<i>Gossypium spec.</i> (Ägypten)	20	Balls 1906.
„ <i>barbadense</i> ×		
<i>herbaceum</i> (und wohl		
auch die Eltern)	28	Cannon 1903 a.
Sterculiaceae.		
<i>Theobroma Cacao</i>	8	Kuyper 1914.
Tamaricaceae.		
<i>Myricaria germanica</i>	12	Frisendahl 1912.

¹⁾ Schadowski glaubt, daß 24 die diploide Zahl sei. Wirz sagt aber ausdrücklich (p. 400), daß auf den „postsynaptischen Stadien“ in den Pollen-Mutterzellen die Zahl der „Chromatingruppen“ (resp. der Chromosomen) = 24 ist (siehe Taf. IV, Fig. 3). In den Dyadenkernen (Fig. 4) sind auch mehr als 12 Chromosomen in der Interkinese zu erkennen.

Thymelaeaceae.

Chrom.-Zahl

<i>Daphne alpina</i>	9	Strasburger 1909 a.
<i>Mezereum</i>	9	" 1909 a.
<i>Pseudomezereum</i>	9	Osawa 1913 b.
<i>Kinsiana</i>	9	" 1913 b.
<i>odora</i>	14	" 1913 b.
<i>Wikstroemia canescens</i>	9	Strasburger 1910 a.
<i>indica</i>	26	Hans Winkler 1906.
" "	22—29,	
vorzugsweise	26	Strasburger 1909 a, 1909 b
<i>Gnidia carinata</i>	9	Strasburger 1909 a.

Elaeagnaceae.

(Für *Hippophaes rhamnoides* zählt Servettaz (1909) nur 7 bis 8 Chromosomen im Endosperm. Das gäbe als Haploidzahl nur ca. 3. Die Zählung ist jedenfalls zu niedrig.)

Oenotheraceae.

<i>Oenothera biennis</i>	7	Gates 1909 a, Davis 1910.
" " var. <i>lata</i>	$\times \frac{15}{2}$	" u. Thomas 1914.
<i>Oenothera biennis</i> var. <i>semi-</i>		
<i>gigas</i>	$\times \frac{21}{2}$	Stomps 1912 b, 1914.
<i>Oenothera Lamarckiana</i>	7	Geerts 1907, Gates 1907, Lutz 1907.
" und ihre „Mutanten“ wie <i>rubrinervis</i> , <i>nanella</i> , <i>laevifolia</i> , <i>oblonga</i> , <i>albida</i>	7	Gates 1908 a, 1909 a, Lutz 1908.
<i>Oenothera Lamarckiana</i> var.		
<i>lata</i>	$\times \frac{15}{2}$	Lutz 1909, 1912.
<i>Oenothera Lamarckiana</i> var.		
„ <i>semilata</i> “	$\times \frac{15}{2}$	Gates u. Thomas 1914.
<i>Oenothera Lamarckiana</i> var.		
<i>gigas</i>	14	Lutz 1907, Gates 1908 b, 1909 b.
<i>Oenothera Lamarckiana</i> var.		
<i>gigas</i> (schmalblättriger als der Typus) $\times$ wahr- scheinlich weniger als	14	Gates 1913 b.
<i>Oenothera Lamarckiana</i> var.		
<i>semigigas</i> (= <i>Lamarckiana</i> $\times$ <i>gigas</i>)	$\times \frac{21}{2}$	Stomps 1912 a.

Chrom.-Zahl

<i>Oenothera Lamarckiana</i> var.		
<i>lata</i> × <i>gigas</i>	× $\frac{22}{2}$	Lutz 1912.
<i>Oenothera grandiflora</i>	7	Davis 1909.
„ <i>longiflora</i>	7	Beer 1905.
„ <i>muricata</i>	× 7	Stomps 1912 a, Renner 1914.
„ <i>cruciata</i> Nutt.	× 7	„ 1912 a.
„ <i>Millersii</i>	× 7	„ 1912 a.
Halorrhagaceae.		
<i>Gunnera macrophylla</i>	ca. 12	Samuels 1912.
Hippuridaceae.		
<i>Hippuris vulgaris</i>	ca. 16	Juel 1911.
Cynomoriaceae.		
<i>Cynomorium coccineum</i>	12	„ 1903.
Pirolaceae.		
<i>Pirola chlorantha</i>	16	Samuelsson 1913.
„ <i>rotundifolia</i>	16	„ 1913.
„ <i>uniflora</i>	16	„ 1913.
„ <i>media</i>	16 (vielleicht etwas höher)	Samuelsson 1913.
Epacridaceae.		
<i>Epacris impressa</i>	13	Samuelsson 1913.
Diapensiaceae.		
<i>Diapensia lapponica</i>	6	„ 1913.
Primulaceae.		
<i>Primula floribunda</i>	9	Digby 1912.
„ <i>verticillata</i>	9	„ 1912.
„ <i>Kewensis</i> = Hybrid		
der beiden vorigen, steril	9	„ 1912.
<i>Primula Kewensis</i> = Hybrid		
der beiden vorigen, fertil	18	„ 1912.
<i>Primula Kewensis</i> „ <i>farinosa</i> “	18	„ 1912.
„ „ × <i>floribunda</i>		
(Rückkreuzung mit P.)	9	„ 1912.
<i>Primula sinensis</i>	12	Gregory 1909.
„ „ var. <i>gigas</i> I	12	„ 1909.
„ „ „ II	24	„ 1914.
Gentianaceae.		
<i>Gentiana procera</i>	ca. 40	Denniston 1913.
Asclepiadaceae.		
<i>Asclepias Sullivantii</i>	ca. 5	Frye 1902.
„ <i>verticillata</i>	ca. 8	„ 1902.

	Chrom.-Zahl	
<i>Asclepias cornuti</i>	10	Strasburger 1901.
„ <i>tuberosa</i>	10	Frye 1901.
Polemoniaceae.		
<i>Cobaea scandens</i>	ca. 12	Lawson 1898.
Solanaceae.		
<i>Hyoscyamus albus</i>	× ca. 18	Bonnet 1912b.
<i>Solanum Lycopersicum</i>	12	Hans Winkler 1910a.
„ <i>nigrum</i>	36	„ „ 1910a.
(Über Hans Winkler's „Burdo“ <i>Solanum Lycopersicum</i> + <i>nigrum</i> , der als haploide Chromosomenzahl 24 zu haben scheint (H. Winkler 1910b) vgl. weiter unten).		
<i>Datura Stramonium</i>	12	Boenicke 1911.
„ <i>Tatula</i>	12	„ 1911.
<i>Nicotiana Tabacum</i>	24	White 1913.
Scrophulariaceae.		
<i>Verbascum montanum</i>	16	Schmid 1906.
„ <i>Blattaria</i>	16	Perino ¹⁾ 1915.
„ <i>pulverulentum</i>	16	„ 1915.
„ <i>phlomoides</i>	16	„ 1915.
„ <i>phoeniceum</i>	16	„ 1915.
<i>Antirrhinum maius</i>	12—15	Baur 1914.
Lentibulariaceae.		
<i>Pinguicula spec.</i>	× 25	Rosenberg 1909c.
Plantaginaceae.		
<i>Plantago lanceolata</i>	× 6	Němec 1910a.
Rubiaceae.		
<i>Houstonia coerulea</i>	16	N. E. Stevens 1912.
<i>Coffea arabica</i>	8	v. Faber 1912.
„ <i>liberica</i>	8	„ 1912.
<i>Crucianella macrostachya</i>	10	Lloyd 1902 ²⁾ .
„ <i>gilanica</i>	10	„ 1902 ²⁾ .
<i>Asperula montana</i>	12	„ 1902 ²⁾ .
Caprifoliaceae.		
<i>Sambucus nigra</i>	18	Lagerberg 1909, Boenicke 1911.
Adoxaceae.		
<i>Adoxa moschatellina</i>	18	Lagerberg 1909.

¹⁾ Herr Perino hat diese Zählungen im Heidelberger Botanischen Institute vorgenommen. Er gedenkt über seine Untersuchungen später selbst eingehend zu berichten.

²⁾ Lloyd glaubt, daß die Chromosomenzahlen inkonstant seien. Bei *Crucianella* wurden 8—11 Chromosomen gezählt, bei *Asperula* ähnliche Abweichungen vom Typus beobachtet.

Cucurbitaceae.		Chrom.-Zahl	
<i>Brionia alba</i>		10	Boenicke 1911.
„ <i>dioica</i>		12	Strasburger 1909 a ¹⁾ .
„ <i>alba</i> × <i>dioica</i>		12	Tischler 1906 b.
<i>Cucurbita Pepo</i>	×	12	Lundegårdh 1914 b.
Campanulaceae.			
<i>Campanula grandis</i>		8	J. B. Overton 1905.
„ <i>Rapunculus</i>		10	Armand 1912.
„ <i>rotundifolia</i>		20	„ 1912.
<i>Specularia speculum</i>		8	„ 1912.
<i>Phyteuma spicatum</i>		18	„ 1912.
<i>Lobelia Erinus</i>		8	„ 1912.
„ <i>urens</i>		8	„ 1912.
„ <i>Dortmanna</i>		8	„ 1912.
Compositae.			
<i>Antennaria dioica</i>	ca. 12—14		Juel 1900 a.
„ <i>alpina</i>	×	24—26	„ 1900 a.
<i>Silphium integrifolium</i>		8	Merrell 1900, Land 1900.
„ <i>laciniatum</i>	×	8	Land 1900.
„ <i>terebinthinaceum</i>	×	8	„ 1900.
<i>Helianthus annuus</i>	ca. 16		Boenicke 1911.
<i>Dahlia coronata</i>		16	M. Ishikawa 1911.
„ <i>variabilis</i>		32	„ 1911.
„ <i>gracilis</i> (?)		32	„ 1911.
„ <i>Juarezii</i>		32	„ 1911.
<i>Anthemis tinctoria</i>		9	Lundegårdh 1909.
<i>Achillea millefolium</i>	ca. 24		„ 1909.
<i>Matricaria chamomilla</i>		9	„ 1909.
<i>Tanacetum vulgare</i>		9	Rosenberg 1905.
<i>Calendula officinalis</i>		14	Lundegårdh 1909.
„ <i>spec.</i>		16	Rosenberg 1904 b.
<i>Crepis virens</i>		3	„ 1909 a, Digby 1914.
„ <i>tectorum</i>		4	Juel 1905.
„ <i>taraxacifolia</i>		4	Digby 1914.
„ <i>lanceolata</i> var. <i>platy-</i>			
<i>phyllos</i>		5	Tahara u. Ishikawa 1911.
„ <i>japonica</i>		8	„ 1910 a.
„ <i>biennis</i>	sehr viele		Digby 1914.
<i>Hieracium venosum</i>		7	Rosenberg 1907.
			(selten 8—9)

¹⁾ Während Strasburger (1909 a, p. 34) von 12 Haploidchromosomen spricht, schreibt er (1910 c, p. 468) später von nur 10 Chromosomen. Auf eine schriftliche Anfrage von mir betont er ausdrücklich, daß die erste Angabe gelten solle, die zweite nur auf einem Schreibfehler beruhe.

	Chrom.-Zahl	
<i>Hieracium umbellatum</i>	9	Juel 1905.
„ <i>auricula</i>	9	Rosenberg 1907.
	(daneben 7—8)	
„ <i>excellens</i>	17	„ 1907.
„ <i>flagellare</i>	21	„ 1906, 1907.
<i>Taraxacum confertum</i>	8	„ 1909 b.
„ <i>platycarpum</i>	8	Osawa 1913 a.
„ „officinale“	ca. 13	Juel 1904.
„ <i>albidum</i>	ca. 20	Osawa 1913.
<i>Chondrilla juncea</i>	× 7—8 ¹⁾	Rosenberg 1913.
<i>Tragopogon pratense</i>	6	Beer 1912.

Monocotyledoneae.

Potamogetonaceae.

<i>Zostera marina</i>	6	Rosenberg 1901.
<i>Ruppia maritima</i> ²⁾	8	Murbeck 1902, Graves 1908.
(= <i>rostellata</i>)		

Najadaceae.

<i>Najas marina</i> (= <i>major</i>)	6 ³⁾	Guignard 1899.
„ <i>flexilis</i>	ca. 8—12	Campbell 1897.

Aponogetonaceae.

<i>Aponogeton distachyus</i>	8	Serguéeff 1907.
------------------------------	---	-----------------

Butomaceae.

<i>Butomus umbellatus</i>	11(—12)	Holmgren 1913.
---------------------------	---------	----------------

Hydrocharitaceae.

<i>Helodea canadensis</i>	ca. 12	Wylie 1904.
---------------------------	--------	-------------

Gramineae.

<i>Zea Mays</i>	9—12	Kuwada 1911.
-----------------	------	--------------

(Die Zahlen schwanken nach den verschiedenen Rassen, diejenigen des „Zuckermais“ haben im allgemeinen eine höhere Zahl als die Stärke führenden. Aber es wurden selbst in ein und derselben Rasse Unterschiede gesehen. Kuwada ist geneigt, 12 als die ursprüngliche Zahl aufzufassen und das

¹⁾ Die haploide Zahl ist nur „rechnerisch“ gewonnen, da die ganze Ontogenese diploid zurückgelegt wird.

²⁾ Graves glaubt (p. 67—68), daß *Ruppia maritima* und *rostellata* verschiedene Species darstellen, während andere Autoren wie Aschersön u. Gräbner in ihrer Synopsis (1896—1898, p. 356) nur eine Hauptart *R. maritima* mit einigen „noch nicht genügend geschiedenen Unterarten“ gelten lassen, von denen eine *R. rostellata* ist.

³⁾ Über die von Cl. Müller (1912) und Tschernoyarov (1914) in den vegetativen Zellen beobachteten „Trabantenchromosomen“, die die diploide Zahl auf 14 statt auf 12 erhöhen, sprechen wir erst weiter unten.

Kleinerwerden der Zahlen als abgeleiteten Vorgang zu betrachten. Einmal wurden bei der Rasse „Amber rice pop corn“ 20 Gemini gesehen, die dann kleiner als die normalen waren. Über Beziehungen dieser Abnormität zu eventueller Rassenbildung kann Kuwada aber nichts Positives aussagen.)

Chrom.-Zahl

<i>Saccharum officinarum</i>	14	Franck 1911.
<i>Oryza sativa</i>	12	Kuwada 1910.
<i>Avena sativa</i>	8	Tannert 1905.
<i>Secale cereale</i>	8	Nakao 1911.
<i>Triticum vulgare</i>	8	E. Overton 1893.
„ „ fr. <i>compactum</i>	8	Koernicke 1896.
„ <i>dicoccoides</i>	8	Bally 1912.
„ (= <i>Aegilops</i>) <i>ovatum</i>	16	„ 1912.
<i>Triticum vulgare</i> × <i>Secale</i>		
<i>cereale</i> etwas mehr als	8	Nakao 1911.
<i>Hordeum distichum</i>	7	„ 1911.
Cyperaceae.		
<i>Carex aquatilis</i>	ca. 37 ¹⁾	Stout 1913.
„ <i>acuta</i>	ca. 52	Juel 1900 b.
Palmae.		
<i>Phoenix dactylifera</i>	× 14	Němec 1910 a.
Araceae.		
<i>Anthurium violaceum</i>		
var. <i>leuocarpum</i>	16	Campbell 1905.
<i>Aglaonema versicolor</i>	8	Gow 1908.
<i>Dieffenbachia Daraguiniana</i>	8	„ 1908.
<i>Zantedeschia aethiopica</i>		
(= <i>Richardia africana</i>)	16	J. B. Overton 1909.
<i>Xanthosoma spec.</i>	16	Gow 1913.
Xyridaceae.		
<i>Xyris indica</i>	16	Weinzieher 1914.
Commelinaceae.		
<i>Tradescantia subaspera</i> und		
andere Species	12	Strasburger 1888.
<i>Tradescantia virginica</i>	12 ²⁾	Strasburger 1904 c, Nawaschin ³⁾ 1911.

¹⁾ Die Zahl entnehme ich der Erklärung zu Fig. 27, doch weiß ich nicht, ob Verf. hier alle Chromosomen eingezeichnet hat.

²⁾ Farmer u. Shove (1905) glauben, daß die Haploidzahl zwischen 12–16 variiert.

³⁾ Über die von Nawaschin beschriebenen eigentümlichen „Diminutionsvorgänge“, die in manchen haploiden Kernen nur 11 Chromosomen auftreten lassen, siehe weiter unten.

Pontederiaceae.		Chrom.-Zahl	
<i>Eichhornia crassipes</i>	16	W. R. Smith	1898.
<i>Pontederia cordata</i>	8	„	1898.
Liliaceae.			
<i>Bulbine annua</i>	× 13	Cl. Müller	1912.
<i>Chlorophytum Sternbergianum</i>	12 ¹⁾	Strasburger	1888.
<i>Hosta</i> (= <i>Funkia</i>) <i>ovata</i>	24	Sykes	1908 a.
„ <i>Sieboldiana</i>	24	Strasburger	1882, Sykes 1908 a.
<i>Hemerocallis fulva</i>	ca. 16 ²⁾	Schürhoff	1913.
<i>Allium Moly</i>	7	Miyake	1905.
„ <i>fistulosum</i>	8	Strasburger	1888.
„ <i>Cepa</i>	8	Schaffner	1898.
„ <i>victoriale</i>	8	Miyake	1905.
„ <i>ursinum</i>	8	Guignard	1884.
<i>Brodiaea</i> (= <i>Triteleia</i>) <i>spec.</i>	× 5—6	Cl. Müller	1912.
<i>Aloe Hanburyana</i>	× 7	„	1912.
<i>Lilium croceum</i>	12	Strasburger	1882.
„ <i>Martagon</i>	12	Guignard	1884.
		Nawaschin ³⁾	1909.
„ <i>candidum</i>	12	Strasburger	1882.
„ <i>superbum</i>	12	Guignard	1885.
„ <i>chalcedonicum</i>	12	„	1885.
„ <i>bulbiferum</i>	12	Strasburger	1888.
„ <i>philadelphicum</i>	12	Coulter, Chamberlain u. Schaffner	1897.
„ <i>tigrinum</i>	12	Coulter, Chamberlain u. Schaffner	1897.
„ <i>longiflorum</i>	12	Yamanouchi	1901.
„ <i>canadense</i>	12	Allen	1905 a.
<i>Fritillaria persica</i>	12	Strasburger	1882.
„ <i>imperialis</i>	12	„	1888.
„ <i>meleagris</i>	12	Guignard	1891.
<i>Tulipa spec.</i> (<i>Celsiana</i> , <i>silvestris</i>)	12	„	1891.

¹⁾ Strasburger gibt an, daß in einer Anthere einmal alle Kerne gegen die Regel 14 haploide Chromosomen besaßen.

²⁾ Eine tatsächliche neuere Chromosomenzählung scheint nicht zu existieren. Die von Strasburger (1882) vorgenommene, die zu der Zahl von ca. 12 Chromosomen führte, ist jedenfalls zu niedrig. Juel (1897 a) u. Strasburger (1899) führen gar keine Zahlen an. Schürhoff (1913) sah bis zu 16 Karyomeren, von denen jedes einem Chromosom entsprechen konnte.

³⁾ Ich greife aus der großen Literatur über *Lilium* diese Arbeit besonders heraus, da sie für die Mechanik „räumlich beeinflusster“ Mitosen von besonderem Interesse ist.

Chrom.-Zahl

<i>Tulipa Gesneriana</i>	12	Ernst 1901, Schniewind-Thies 1901.
<i>Erythronium americanum</i>	12	Schaffner 1901.
<i>Albuca fastigiata</i> (?)	× 27	Cl. Müller 1912.
<i>Galtonia candicans</i>	8 ¹⁾	Schniewind-Thies 1901.
<i>Eucomis bicolor</i> (?)	× ca. 15—17	Cl. Müller 1912.
<i>Chionodoxa Luciliae</i>	× 9	" 1912.
<i>Hyacinthus orientalis</i>	8	Hyde 1908, Cl. Müller 1912.
<i>Scilla hyacinthoides</i> var.		
<i>coerulea</i>	8	Mac Kenney 1898.
" <i>sibirica</i>	8	Schniewind-Thies 1901.
" <i>non scripta</i>	8	E. Overton 1893, Granier u. Boule 1911a.
(= <i>Endymion nutans</i>)		
" <i>campanulata</i>		
(= <i>hispanica</i>)	8	Mac Kenney 1898.
" <i>bifolia</i>	× 10	Cl. Müller 1912.
<i>Muscari botryoides</i>		
mindestens	× 18—19	" 1912.
" <i>neglectum</i>	24	Strasburger 1888.
<i>Veltheimia spec.</i>	× 10	Cl. Müller 1912.
<i>Lachenalia</i> "	× 9—10	" 1912.
<i>Yucca aloifolia</i>	× 5 große	
und 22—23 kleine		" 1910.
" <i>guatemalensis</i>	× 5 gr.,	
22—23 kl.		" 1910.
" <i>draconis</i>	× 5 gr.,	
22—23 kl.		" 1910.
" <i>recurva</i>	× 5 gr. 22 kl.	Wóycicki 1911.
" <i>gloriosa</i>	× 5 gr.,	
mindestens 20 kl.		Bonnet 1912a.
<i>Dasyllirion acrotrichum</i>		
	× 10—12	Went u. Blaauw 1905.
<i>Smilacina stellata</i>	12	Mac Allister 1909.
" <i>spec.</i>	14	Lawson 1912.
<i>Disporum Hookeri</i>	5	" 1911.
<i>Polygonatum</i> (= <i>Salamonia</i>) <i>biflorum</i>	7—8	Cardiff 1906.
" <i>multiflorum</i>	12	Boenicke 1911.
<i>Convallaria majalis</i>	16	Strasburger 1888, Sauer 1910.

¹⁾ Über die von Nawaschin in somatischen Kernen beobachteten „Trabanten-chromosomen“ vergleiche weiter unten.

	Chrom.-Zahl	
<i>Paris quadrifolia</i>	12	Ernst 1902.
<i>Trillium grandiflorum</i>	6	Atkinson 1899, Ernst 1902.
„ <i>recurvatum</i>	6	Coulter und Chamberlain 1903.
<i>Smilax herbacea</i>	12—13	Elkins 1914.
Amaryllidaceae.		
<i>Haemanthus spec.</i>	× 8—9	Cl. Müller 1912.
<i>Leucojum vernum</i>	12	E. Overton 1893.
<i>Nerine rosea</i>	× 11	Cl. Müller 1912.
<i>Zephyrantes (= Atamosco)</i>		
<i>texana</i>	12	Pace 1913.
<i>Agave virginica</i>	12	Schaffner 1909.
„ <i>americana</i>	× sehr viele	Cl. Müller 1912.
<i>Beschorneria superba</i>	× 5 große sowie 25 und mehr kleine	„ 1912.
<i>Alstroemeria „chilensis“</i>	8	Strasburger 1882.
„ <i>Pelegrina</i>	8	Guignard 1884.
„ <i>psittacina</i>	8	Guignard 1891.
Iridaceae.		
<i>Iris squalens</i>	12	Strasburger 1899.
„ <i>pseudacorus</i>	12	„ 1899, Miyake 1905.
„ <i>germanica</i>	12	„ 1899.
„ <i>spuria</i>	12	Miyake 1905.
„ <i>florentina</i>	12	„ 1905.
„ <i>pallida</i>	12	„ 1905.
Musaceae.		
<i>Musa sapientum</i> var. „Dole“	8	Tischler 1910.
„ „ var. „Appelbacove“		
	11—12	d'Angremond 1914.
„ „ var. „Radjah Siam“	16	Tischler 1910.
„ „ var. „Gros Michel“	16	d'Angremond 1914.
„ „ var. „Kladi“	24	Tischler 1910.
„ „ Basjoo	11	d'Angremond 1914.
„ „ ornata var. „chittagong“	11	„ 1914.
Cannaceae.		
<i>Canna indica</i>	8	Körnicker 1903.
Marantaceae.		
<i>Maranta spec.</i>	16	Boenicke 1911.

Burmanniaceae. Chrom.-Zahl

<i>Thismia javanica</i>	6—8	K. Meyer 1909 ¹⁾
<i>Burmannia candida</i>	6	Ernst u. Bernard 1912a.
„ <i>Championii</i>	6	„ „ 1912a.
„ <i>coelestis</i> ca.	15—18	„ „ 1912b.

Orchidaceae.

<i>Cypripedium pubescens</i>	11	Pace 1907.
„ <i>spectabile</i>	11	„ 1907.
<i>Paphiopedilum barbatum</i>	16	Strasburger 1888.
<i>Orchis maculata</i>	16	„ 1888.
<i>Himantoglossum hircinum</i>	12 ²⁾	Heusser 1915.
<i>Gymnadenia conopea</i>	16	Strasburger 1888.
<i>Epipactis palustris</i>	12	Friemann 1910.
<i>Spiranthes</i> (= <i>Gyrostachys</i>)		
<i>gracilis</i>	15	Pace 1914.
<i>Spiranthes cernua</i>	30	„ 1914.
<i>Listera ovata</i>	16	Guignard 1884, Rosenberg 1905.
<i>Neottia nidus avis</i>	16	Guignard 1884.
<i>Calopogon pulchellus</i> ca.	13	Pace 1909.

Wenn wir jetzt die von uns zusammengestellte Liste der Chromosomenzahlen übersehen, so konstatieren wir auf den ersten Blick, daß sich allgemeine Gesetzmäßigkeiten bisher nicht ableiten lassen. Freilich fällt es auf, daß gewisse Gruppen, wie die Asco- und Basidiomyceten durchweg Vertreter mit sehr geringen Chromosomenzahlen besitzen und daß auch den Moosen und den Gymnospermen im allgemeinen niedere Zahlen zukommen. Aber bei den Algen, Pteridophyten und Angiospermen haben wir neben wenig-chromosomigen auch oft „unmittelbar“ hochchromosomige Species, und wo, wie bei Ophioglossaceen, Equisetaceen und Lycopodiales vorläufig nur Arten mit besonders viel Chromosomen bekannt geworden sind, da werden wir durch die äußerst geringe Anzahl der cytologisch studierten Species gewarnt, bis auf weiteres unsere Erfahrungen zu sehr zu verallgemeinern. Das gilt auch von der Tatsache, daß unter den Choripetalen gerade die Magnoliaceen und Nymphaeaceen es sind, welche Arten mit den höchsten Chromosomenzahlen aufweisen.

¹⁾ K. Meyer glaubte *Thismia clandestina* zu untersuchen, Ernst und Bernard (1911) weisen aber nach, daß es sich um *Th. javanica* handelt; als diploide Zahl wurden (p. 9) 12 Chromosomen gezählt.

²⁾ Strasburger hatte 1888 noch 16 Chromosomen gezählt.

Gerade hier läge es nahe, eine Verknüpfung mit jenen phylogenetischen Spekulationen zu versuchen, welche die genannten Familien „an den Anfang“ der Angiospermen setzen möchten und von ihnen die anderen abzuleiten bemüht sind. Gleich hohe Zahlen zeigen unter den Sympetalen bisher nur eine *Gentiana*, unten den Monokotylen die Gattung *Carex*. Aber innerhalb dieser Familien, wie z. B. *Cabomba* und *Nuphar* für die Nymphaeaceen beweisen, existieren jedenfalls auch Vertreter mit niedrigeren Zahlen.

Erinnern wir uns daran, wie isoliert vorläufig *Surirella* unter den Diatomeen, *Closterium* unter den Conjugaten, *Basidiobolus* unter den Phycomyceten steht. Eine gewisse Wahrscheinlichkeit besteht doch hier unbedingt, daß sich da noch Species finden werden, welche sich zwischen den Extremen befinden. Gehen wir auf die einzelnen Familien der bisher studierten Klassen ein, so bemerken wir, daß meist einzelne Arten höhere Chromosomenzahlen, andere wieder niedere haben und wieder andere „in der Mitte“ stehen. Von manchen Seiten ist darauf hingewiesen, daß Gruppen mit annähernd konstanten Zahlen, wie die Gymnospermen, die vielfach die Zahl 12 auch bei den heterogensten Gattungen haben, „stabil gewordene“ Gruppen darstellen (s. z. B. Fujii 1910), während andere wie die Liliifloren oder die Compositen sich gegenwärtig in einer „Periode der Artbildung“ befinden. Solche Abstraktionen mögen vielleicht gute Richtlinien für weitere Arbeit sein. Ihr augenblicklicher realer Wert ist aber wohl noch sehr problematisch (vgl. jedoch die anregenden Ausführungen von Strasburger 1910 a).

Also mit dem Anschneiden der großen phylogenetischen Probleme auf der Basis der Chromosomenuntersuchungen ist es wohl noch zu früh. Wohl aber meine ich, daß wir auch jetzt schon die Chromosomenzahlen verwerten können, wenn wir die Gattungen oder gar die Species mit verschiedenen Zahlen ins Auge fassen.

Abgesehen von der Cyanophyceae *Oscillatoria* und den noch so ungeklärten Angaben für die Basidiomyceten, haben wir folgende Gattungen aufgefunden, deren Species sich in der Chromosomenzahl unterscheiden:

<i>Zygnema</i>	mit	12, 14 u. 30—40 Chr.
<i>Spirogyra</i>	„	6, 8—10, 10—12, 12, 14 u. 24 Chr. (vgl. auch weiter unten).
<i>Chlamydomonas</i>	„	10, 12 u. 30 Chr.
<i>Hydrodictyon</i>	„	10 u. 18 Chr.
<i>Fucus</i> (?)	„	14—15 (resp. 16), 16 u. 14—15 (resp. 32) Chr. (vgl. auch weiter unten).
<i>Albugo</i>	„	4—5, 6 u. 16 Chr.
<i>Synchytrium</i>	„	4 u. 5 Chr.

<i>Pythium</i> (?)	mit	6—8 u. 8 Chr.
<i>Microsphaera</i> (?)	„	4 u. 8 Chr.
<i>Lachnea</i>	„	4, 5 u. 6—7 Chr.
<i>Peziza</i>	„	8 u. 16 Chr.
<i>Otidea</i>	„	4 u. 8 Chr.
<i>Riccia</i>	„	4, 7—8 u. 8 Chr.
<i>Pallavicinia</i>	„	4 u. 8 Chr.
<i>Catharinaea</i>	„	8 u. 17 Chr.
<i>Amblystegium</i>	„	12 u. 24 Chr. (vgl. auch weiter unten).
<i>Dryopteris</i>	„	sehr verschiedenen, wohl noch nicht ganz geklärten Chromosomenzahlen (vgl. auch weiter unten).
<i>Pteris</i>	„	26 u. 32 Chr.
<i>Polypodium</i>	„	34 u. ca. 90 Chr.
<i>Equisetum</i>	„	ca. 45—50 u. 115 Chr.
<i>Podocarpus</i> (?)	„	6 (?), 8 (?) u. 12 Chr.
<i>Araucaria</i>	„	8 u. 12 Chr.
<i>Callitris</i>	„	6 u. 12 Chr.
<i>Ephedra</i>	„	8 u. 12 Chr.
<i>Peperomia</i>	„	8 u. 10—12 Chr.
<i>Humulus</i>	„	8 u. 10 Chr.
<i>Rumex</i>	„	8, 12, 16 u. ca. 20 Chr.
<i>Paeonia</i>	„	8 u. 12 Chr.
<i>Thalictrum</i>	„	12 u. 24 Chr.
<i>Magnolia</i>	„	19, ca. 40 (?) u. ca. 50 Chr.
<i>Drosera</i>	„	10 u. 20 Chr.
<i>Saxifraga</i>	„	15 u. mehr als 30 Chr.
<i>Ribes</i>	„	8 u. 10 Chr.
<i>Potentilla</i>	„	8 u. 16 Chr.
<i>Alchimilla</i>	„	16 u. 32 Chr.
<i>Epiphrizanthus</i>	„	11 u. 24 Chr.
<i>Acer</i>	„	11, ca. 12 u. ca. 36 Chr.
<i>Gossypium</i>	„	20 u. 28 Chr.
<i>Daphne</i>	„	9 u. 14 Chr.
<i>Wikstroemia</i>	„	9 u. ca. 26 Chr.
<i>Pirola</i> (?)	„	16 Chr. u. „vielleicht etwas höher“.
<i>Primula</i>	„	9 u. 12 Chr. (vgl. auch weiter unten).
<i>Asclepias</i>	„	ca. 5, ca. 8 u. 10 Chr.
<i>Solanum</i>	„	12 u. 36 Chr.
<i>Bryonia</i>	„	10 u. 12 Chr.
<i>Campanula</i>	„	8, 10 u. 20 Chr.
<i>Antennaria</i>	„	ca. 12—14 u. ca. 24—26 Chr.
<i>Dahlia</i>	„	16 u. 32 Chr.
<i>Calendula</i>	„	14 u. 16 Chr.

<i>Crepis</i>	mit	3, 4, 5, 8 u. „sehr vielen“ Chr.
<i>Hieracium</i>	„	7, 9, 17 u. 21 Chr.
<i>Taraxacum</i>	„	8, ca. 13 u. ca. 20 Chr.
<i>Najas</i>	„	6 u. ca. 8—12 Chr.
<i>Triticum</i>	„	8 u. 16 Chr.
<i>Carex</i>	„	ca. 37 u. ca. 52 Chr.
<i>Allium</i>	„	7 u. 8 Chr.
<i>Scilla</i>	„	8 u. 10 Chr.
<i>Muscari</i> (?)	„	„mindestens“ 18—19 u. 24 Chr.
<i>Smilacina</i>	„	12 u. 14 Chr.
<i>Polygonatum</i>	„	7—8 u. 12 Chr.
<i>Agave</i>	„	12 u. „sehr vielen“ Chr.
<i>Musa</i>	„	8 u. 11 Chr. (vgl. auch weiter unten).
<i>Burmannia</i>	„	6 u. ca. 15—18 Chr.
<i>Spiranthes</i>	„	15 u. 30 Chr.

Dazu kämen noch folgende „Species“, bei denen sogar in einzelnen „Rassen“ Verschiedenheiten bezüglich der Chromosomenzahl konstatiert sind:

<i>Spirogyra triformis</i> (?)	mit	6 u. 12 Chr.
<i>Fucus vesiculosus</i> (?)	„	14—15 u. 32 Chr.
<i>Bryum capillare</i>	„	10 u. 20 Chr. ¹⁾ .
<i>Mnium hornum</i>	„	6 u. 12 Chr. ¹⁾ .
<i>Amblystegium serpens</i>	„	12, 24 (u. 48) Chr. ¹⁾ .
<i>Dryopteris filix mas</i>	„	wohl noch nicht ganz geklärten Zahlen.
<i>Scolopendrium vulgare</i>	„	32 u. ca 70—100 Chr.
<i>Athyrium filix femina</i>	„	38—40, $\times$ 42, $\times$ 45, $\times$ 50 Chr.
<i>Salvinia natans</i> (?)	„	4 u. 8 Chr.
<i>Morus alba</i>	„	14 u. einer höh. Chr.-Zahl (= 17?).
<i>Nymphaea alba</i> (?)	„	32 u. 48 Chr.
<i>Rosa canina</i> (u. <i>glauca</i>)	„	8 u. 16—17 Chr.
<i>Oenothera biennis</i>	„	$7, \times \frac{15}{2}$ u. $\frac{21}{2}$ Chr.
<i>Oenothera Lamarckiana</i>	„	$7, \times \frac{15}{2}, \times \frac{21}{2}, \times \frac{22}{2}$ u. 14 Chr.
<i>Primula floribunda</i> u. <i>verticillata</i> resp. die Hybriden	„	9 u. 18 Chr.
<i>Primula sinensis</i>	„	12 u. 24 Chr.
<i>Zea Mays</i> .		wechselnd zwischen 9—12 Chr.
<i>Musa sapientum</i>	mit	8, 11—12, 16, 24 Chr.

¹⁾ Die entsprechenden „bi-“ resp. „tetra“-valenten Rassen wurden von É. l. u. É. m. Marchal im Experiment „apospor“ hergestellt. Eine Anzahl weiterer bivalenter Rassen, darunter das morphologisch interessante *Phascum cuspidatum*, sind cytologisch bisher noch nicht untersucht.

Noch ganz isoliert steht vorläufig der sehr merkwürdige Fall von *Empetrum nigrum*, das in den Pollenmutterzellen eine andere Chromosomenzahl aufwies (ca. 30), als in den Embryosackmutterzellen (7—8). Wir werden die Erscheinung erst zu erörtern haben, wenn wir von dem Begriff der „Sammelchromosomen“ sprechen.

Wenden wir uns nun zu den Problemstellungen, die uns aus unseren bisherigen Darlegungen erwachsen.

„Neue“ Arten können durch Neukombination ihrer Gene auf dem Wege über Bastardisierung oder aber durch „Mutationen“ entstehen. Sehen wir zunächst, wie sich die Chromosomen in Hybriden verhalten, deren Eltern ungleiche Chromosomenzahlen besitzen. Leider sind vorläufig unsere Chancen, hier Cytologie und exakte Erbllichkeitsforschung in wechselseitige Berührung zu bringen, noch nicht sehr glänzende. Das hängt damit zusammen, daß sehr oft eine Bastardvereinigung der beiden an Chromosomen verschiedenen Eltern nicht gelingt und daß, wenn dies doch der Fall ist, die F_1 -Generation steril bleibt. Für uns würde ja aber gerade die F_2 -Generation das Hauptinteresse haben, in der die Neukombination der Gene und die „Vielförmigkeit“ durchgeführt ist.

Von den niederen Organismen haben wir hier abzusehen, da erst von den Farnen ab „aufwärts“ die experimentellen Daten vorliegen, deren wir hier zur Grundlage unserer Erörterungen bedürfen.

In einer Reihe von Fällen ist bei einem der Partner, der wegen seiner andersgearteten Chromosomenzahl wohl zur Bastardierung verwendet werden könnte, die Sexualität überhaupt geschwunden. Es wären da zu nennen:

1. Die von Farmer und Miß Digby (1907) studierten oben genannten Farnrassen, und zwar existieren sie bei *Dryopteris filix mas* und *Scolopendrium vulgare* anscheinend nur in haploidem, bei *Athyrium filix femina* nur in diploidem Zustand. Die von Yamanouchi (1907) cytologisch studierte *Dryopteris mollis* kann gleichfalls beide Generationen haploid ausbilden.
2. *Rumex (Sectio Acetosa)* ist nach Roth (1906) sicher oopogam; Hans Winkler (1908, p. 337) hält indes den Nachweis noch nicht für definitiv erbracht. „Auch cytologisch sind seine (d. h. Roth's) Ergebnisse so wenig klar, daß die Angabe vorerst noch als zweifelhaft gelten muß.“
3. *Thalictrum purpurascens* ist nach J. B. Overton (1904) oopogam, bildet aber außerdem auch haploide Embryosäcke resp. Eizellen aus. Daß diese zur Bastardierung benutzt werden könnten, erscheint indes wohl vorerst zweifelhaft.
4. *Potentilla silvestris* ist nach Forenbacher (1914) zwar normal sexuell, aber an Stelle des durch Befruchtung entstandenen Embryo liefert eine somatische, diploide Zelle apospor den

Embryosack und darin den Keimling. In der Regel wird somit hier die Befruchtung und damit auch die Bastardbefruchtung ausgeschaltet sein.

5. *Alchimilla*, *Sectio Eualchimilla* ist nach Murbeck (1901) und Strasburger (1904b) in nahezu allen Elementararten ooapogam. Doch gibt es davon auch Ausnahmen wie *Alch. pentaphylla* und *grossidens* beweisen.
6. Während die meisten „Species“ der *Rosa glauca*- und *canina*-Gruppe normal sexuell sind, dürften die beiden von Rosenberg (1909b) studierten hochchromosomigen Individuen ziemlich sicher ooapogam sein.
7. *Epirrhizanthus cylindrica* soll nach Schadowski (1911) apogam sein, während *Ep. elongata* nach Schadowski und Wirz (1910) sexuell ist.
8. Die bisher einzige *Daphne*-Art mit höherer Chromosomenzahl ist nach Osawa (1913b) steril.
9. *Wikstroemia indica* ist, wie Hans Winkler (1906) und Strasburger (1909a) nachgewiesen haben, ooapogam, *Wikstroemia canescens* (Strasburger 1910a) dagegen normal sexuell.
10. *Antennaria alpina* ist nach Juel (1900a) ooapogam, *Ant. dioica* normal sexuell.
11. *Hieracium flagellare* und *Hier. excellens* sind apogam. Rosenberg (1906, 1907) wies nach, daß ein diploider Embryosack apospor aus einer Nucelluszelle auswächst. Daneben kann allerdings noch ein haploider Embryosack und damit eine befruchtungsfähige Eizelle gebildet werden.
12. *Taraxacum „officinale“* nach Juel (1904), *T. albidum* nach Osawa (1913) sind ooapogam, während die beiden untersuchten *Taraxacum*species mit den niedrigen Chromosomenzahlen höchst wahrscheinlich sexuell sind.
13. *Burmannia coelestis* ist nach Ernst und Bernard (1912b) ooapogam. *B. candida* und *Championii* sind sexuell.

Mit Ausnahme von *Rumex* und *Epirrhizanthus* — und hier fehlen wohl noch genauere Untersuchungen — haben also innerhalb einer Gattung durchweg die mit der höheren Chromosomenzahl versehenen Species ihre Sexualität verloren oder wie *Thalictrum purpurascens*, *Potentilla silvestris* und die *Hieracium*-Arten sehr eingeschränkt. Daß eine „künstlich“ erhöhte Chromosomenzahl allein schon genügen kann, die Sexualität zu vernichten, resp. in diesem Falle Sterilität hervorzurufen, lehren die Experimente von Él. u. Ém. Marchal (1909) mit Moosen. Dabei wurden die diöcischen Species bereits als bivalente Rassen, die monöcischen erst als quadrivalente Rassen steril. Wovon das abhängt, wissen wir z. Z. nicht und wir kennen

ja auch genug Angiospermenspecies, bei denen trotz der „erhöhten“ Chromosomenzahl die Sexualität gar nicht gelitten hat. Ich erinnere hier an *Rumex cordifolius*, *Magnolia Yulan* und *obovata*, *Drosera longifolia*, *Saxifraga granulata*, *Potentilla Tabernaemontani*, *anserina* usw., *Alchimilla pentaphylla* und *grossidens*, *Acer rubrum*, *Oenothera Lamarckiana* var. *gigas*, *Primula sinensis* var. *gigas*, *Solanum nigrum*, *Campanula rotundifolia*, *Dahlia variabilis* usw., *Triticum ovatum*, *Agave americana* (?), *Spiranthes cernua*.

Sehen wir von den noch ganz ungenügend bekannten Fällen verschiedener Chromosomenzahlen ab, die wir vorhin bei *Salvinia*, *Podocarpus*, *Pirola*, *Nymphaea* und *Muscari* nannten, so würden uns immerhin noch eine stattliche Reihe von Gattungen bleiben, bei denen experimentelle Arbeit vielleicht von Erfolg gekrönt sein könnte.

Positive Angaben, daß eine Bastardisierung zwischen den verschiedenchromosomigen Arten nicht gelang, liegen bisher nur für *Rumex* und *Solanum* vor, und bei *Humulus* beobachteten Winge (1914) und Tournois (1914)¹⁾, daß die Hybridembryonen auf den ersten Entwicklungsstadien abstarben.

Positive Angaben, daß Kreuzungen spontan vorkommen oder im Experiment glückten, haben wir für *Polypodium*, *Drosera*, *Oenothera* und *Bryonia* (diese sind schon cytologisch untersucht), sowie für *Saxifraga*, *Triticum* und *Musa* (hier stehen die Untersuchungen noch aus).

Über den Bastard *Polypodium aureum* $\times$ *P. vulgare* var. *elegantissimum* haben Farmer u. Digby (1910) berichtet. Der großen Chromosomenzahlen wegen lassen sich die Verhältnisse allerdings nicht sehr klar übersehen. Die Chromosomenzahlen der Eltern sind nach unserer obigen Liste 34 und ca. 90. Danach müßte die Diploidzahl des Kindes ca. 124 sein. Bei der Reduktionsteilung traten dann im allgemeinen nur 95—105 auf, wenngleich ausnahmsweise die volle diploide Zahl zu sehen war. Das würde bedeuten: in seltenen Fällen kommt es zu gar keiner gegenseitigen Bindung der Chromosomen und damit nie zur Geminibildung. Meist werden aber auch nicht alle Chromosomen gebunden, so daß 34 bivalente und 56 univalente, in Summa 90 Chromosomen resultieren, sondern nur ein Teil und zwar in wechselnden Zahlenverhältnissen. Es war jedoch nicht möglich (p. 202) die theoretisch gewünschte Zahl von 34 bivalenten Chromosomen nun auch wirklich in den Präparaten herauszufinden. Die Chromosomen scheinen dann, gleichgültig, ob bivalent oder univalent, in den allotypen Mitosen auf die Tochter- resp. Enkelkerne

¹⁾ Dabei zeigte Tournois, daß bei der Kreuzung *Humulus Lupulus* $\times$ *japonicus* in 664 Blüten 521 Embryonen zu sehen, also ca. 75% der Kreuzungen an sich gelangen waren. Die Embryonen unterschieden sich aber schon sehr frühzeitig in ihrer Zellfolge von den normalen und starben bald ab.

verteilt zu werden. Dabei treten manche Unregelmäßigkeiten auf, die aber nicht für den Bastard charakteristisch sind, weil auch einer der Eltern, nämlich *Polypodium vulgare* var. *elegantissimum* sich ähnlich verhält. Der Bastard ist in F_1 steril.

Klarer liegen die Verhältnisse bei dem von Rosenberg (1903, 1904 a, 1909 d) so mustergültig untersuchten *Drosera*-Bastard. Wir haben ja hier ein „klassisch“ gewordenes Beispiel für die gegenseitige Chromosomenbindung. Die 10 Chromosomen von *Drosera rotundifolia* vereinigen sich in (resp. vor) der Diakinese der Reduktionsteilung in der F_1 -Generation mit 10 Chromosomen der *Dr. longifolia* zu 10 bivalenten Gemini, und 10 *longifolia*-Chromosomen bleiben ungepaart übrig. Diese „überzähligen“ Chromosomen werden nun in wechselnder Zahl in die Dyaden- oder Tetradenkerne gelangen, „wobei die Chromosomenanzahl in diesen Kernen eine ziemlich verschiedene wird“. Die zurückgelassenen Chromosomen können zu Zwergkernen werden, aber selbst diese scheinen sekundär mit den ihnen zunächst stehenden großen Nuklei fusionieren zu können. In der homöotypen Mitose fanden sich (1909 d, p. 34) z. B. in den Tochterkernen die Chromosomen wie folgt ein:

16 und 14	— 0	Chrom. lagen außerhalb „in der Kernspindel“
17	„ 13	— 0 „ „ „ „ „ „
16	„ 13	— 1 „ „ „ „ „ „
18	„ 12	— 0 „ „ „ „ „ „
15	„ 14	— 1 „ „ „ „ „ „
15	„ 13	— 1 „ „ „ 1 Chrom. fehlte.

Von Interesse ist auch die folgende Zusammenstellung Rosenberg's:

Chromosomenzahl	11	12	13	14	15	16	17	18
Zahl der Kerne	1	3	7	3	4	6	1	1

Von den untersuchten 26 Kernen hatten 20 Mittelzahlen zwischen 13—16 Chromosomen. In der nächsten Mitose, die zur Bildung des (generativen) „Antheridial-Mutterzell“kerns führt, fanden sich vor allem Kerne mit 14 Chromosomen. — Leider ist auch dieser interessante Bastard steril, wenngleich (1909, p. 45) Ansätze zur Bildung einer F_2 -Generation gemacht werden. An Stelle einer Selbstbestäubung mußte Rosenberg aber dann Rückkreuzung mit einem Elter (mit Pollen von *Drosera longifolia*) vornehmen.

Wenden wir uns zu *Oenothera*. *Oe. biennis* wie *Oe. Lamarckiana* besitzen je 7 haploide Chromosomen. In einigen Individuen entstanden nun „plötzlich“ höhere Chromosomenzahlen. Das war mit einer „Mutation“ verbunden, und dies Phänomen soll auch erst nach unserer Besprechung der Bastardisierungserscheinungen von uns behandelt werden. Jedenfalls gibt es Individuen, welche diploid anstatt der 14 Chromosomen 15 aufweisen (wir nennen sie nach gewissen

„äußeren Merkmalen“ var. „*lata*“) und andere, die gar die Zahl aufs doppelte von 14, d. h. auf 28 erhöht haben (wir nennen sie wegen ihres „Riesenwuchses“ var. „*gigas*“). Die *Lata*-Individuen können nicht konstant sein, da sie bei der Reduktionsteilung Geschlechtszellen mit 7 und mit 8 Chromosomen bilden müssen. Zu Bastardexperimenten werden sich infolge der beträchtlichen Zahlenverschiedenheit die „var. *typica*“ und die „var. *gigas*“ besonders eignen. Solche Bastardisierungen sind mehrfach gemacht, die Resultate decken sich aber noch nicht ganz. Geerts (1911) hatte zuerst die cytologische Untersuchung auf die F_1 - wie auf die F_2 -Generation ausgedehnt. In F_1 waren ganz folgerichtig $14 + 7 = 21$ diploide Chromosomen, und bei der Reduktionsteilung schlossen sich die 7 *Lamarckiana*-Chromosomen mit 7 von *gigas* zu Gemini zusammen, während die 7 restierenden *gigas* auf die beiden Dyadenkerne aufgeteilt wurden. Diese 3 resp. 4 Chromosomen vermochten bisweilen die Pole nicht ganz zu erreichen und blieben außerhalb der Kerne. Geerts glaubt nun, daß in die F_2 -Generation (bei Selbstbefruchtung der Individuen) im allgemeinen nicht 2 Gameten mit 10 und 11 ($7 + 3$ resp. $7 + 4$) Chromosomen, sondern nur mit 7 und 7 eintreten, da die „überzähligen“ univalenten zugrunde gehen. Daraus würde somit resultieren: In der F_1 -Generation hat der Bastard noch 21 diploide Chromosomen, in F_2 dagegen nur 14 wie der eine Elter *Lamarckiana*.

Geerts' Ausführungen sind nicht ohne Widerspruch geblieben. Denn Miß Lutz (1912) berichtet, daß bei Kreuzung von *Oenothera lata* $\times$ *gigas* in F_1 schon 3 Typen auftraten, und zwar besaßen bei 40 Individuen 2 je 15 diploide Chromosomen, 6 ca. 30 Chromosomen und 32 ca. 21—23 Chromosomen. Das heißt aber: In der ersten Gruppe waren Pflanzen, die offenbar alle überzähligen Chromosomen ausgeschaltet hatten, in der zweiten waren solche, die aus Vereinigung von Gameten mit mehr Chromosomen, als es dem Durchschnitt entsprach, hervorgegangen waren, endlich die Gruppe III verhielt sich intermediär mit $7 + 4$ bis $7 + 6$ (resp. $8 + 3$ bis $8 + 5$) Chromosomen.

Gates (1913a, p. 51) berichtet gleichfalls über Kreuzungen von *O. Lamarckiana* $\times$ *O. gigas*. In F_1 fanden sich aber nur Individuen mit 14 Chromosomen. Ältere Untersuchungen bei dem Bastard *Oenoth. lata* $\times$ *gigas* (1909c) hatten bereits den Verlauf der Reduktionsteilung in F_1 geschildert, und Gates hatte dabei festgestellt, daß von den ca. 21 (korrekter jetzt 21 und 22) Chromosomen Dyaden- und Tetradenkerne mit je 10 und 11 Chromosomen hervorgingen. Gelegentliche Ausnahmen hatten auch Nuclei mit 9 und 12 erbracht. Nur die Paarung „homologer“ Chromosomen, mit anderen Worten eine Unterscheidung im Stadium der Diakinese in 7 bivalente und 7 univalente hatte er im Gegensatz zu Geerts nicht beobachtet, und deshalb hatte man dann vorübergehend geglaubt, daß ein größerer

Gegensatz zwischen Geerts und Gates bestände. In Wahrheit liegt die Differenz darin, daß in Geerts' Präparaten meist die „überzähligen“ Chromosomen ausgemerzt wurden, in denen von Gates dagegen nicht (s. auch Gates 1913b). Wie Fr. Lutz nun wahrscheinlich machte, kann aber beides nebeneinander hergehen, und es ist nicht unwahrscheinlich, daß allein die Jahreszeit von Einfluß auf den „regelmäßigen“ oder „unregelmäßigen“ Verlauf der Mitose ist. Ich möchte daran erinnern, daß Farmer und Digby (1910, p. 200) in einer Anmerkung sagen, Beer hätte ihnen mitgeteilt, daß seine *Oenothera biennis*, die spät im Herbst blühten, zahlreiche Unregelmäßigkeiten bei der Chromosomenverteilung in den meiotischen Teilungen besäßen, dagegen sich regulär verhielten, wenn sie in der „guten Jahreszeit“, im Sommer, studiert würden.

Über die Verknüpfung dieser cytologischen Resultate mit den Erfahrungen, die aus den „Mutationserscheinungen“ abgeleitet wurden, soll erst weiter unten berichtet werden.

Es bleibt noch der Bastard *Bryonia alba* $\times$ *dioica* zu besprechen. Ich habe ihn (1906b) selbst untersucht, aber nicht in erster Hinsicht auf die Chromosomenzahlen studiert, sondern auf die Unregelmäßigkeiten, die mit der Sterilität verknüpft sind. In einigen günstigen Fällen konnte ich mit Sicherheit 12 Chromosomen sehen. Nun hat seitdem ja Strasburger (1909a) festgestellt, daß der eine Elter: *Bryonia dioica* ebenfalls 12 Chromosomen besitzt, Boenicke (1911) dagegen fand für den anderen Elter: *Bryonia alba* nur 10 Chromosomen. Meines Erachtens müßten diese Zählungen von einem und demselben Beobachter wiederholt werden. Wenn sie als richtig befunden werden sollten, müßten wir die 12 Chromosomen, die sich in der heterotypen Spindel des Bastards finden, als 10 bivalente und 2 univalente deuten. Das ist gut möglich, war aber, wie auch ein erneutes Studium der alten Präparate zeigte, nicht exakt zu erweisen. Der Bastard ist natürlich nicht so günstig wie die von *Polypodium*, *Drosera* und *Oenothera*, da die Chromosomenzahlen der Eltern weniger weit voneinander abweichen als bei den 3 anderen. Leider ist *Bryonia alba* $\times$ *dioica* wieder steril, eine F_2 -Generation somit nicht aufzuziehen.

Interessantere Resultate scheinen Bastarde von *Saxifraga*, *Triticum* und *Musa* zu versprechen, die bereits experimentell hergestellt, nur noch nicht cytologisch untersucht sind. Auf die *Saxifraga*-Hybride hatte Herr Prof. Correns die Freundlichkeit mich aufmerksam zu machen. Aus unserer obigen Liste ersehen wir, daß bei *Saxifraga sponhemica* 15 (Pace 1912), bei *S. granulata* mehr als 30 (Juel 1907) Chromosomen gefunden sind. Nun hat Correns die Hybride *Saxifraga decipiens* $\times$ *granulata* experimentell hergestellt und auch spontan aufgefunden. *Sax. decipiens* ist aber mit *S. sponhemica* so

nahe verwandt, daß letztere oft nur als „Abart“ von ersterer in den floristischen Zusammenstellungen betrachtet wird. Wahrscheinlich werden daher auch die Chromosomenzahlen übereinstimmen, und in dem Bastard müßten also Eltern mit sehr verschiedenen Chromosomenzahlen zusammentreten. Günstig ist, daß F_1 auch — individuell verschieden — etwas fruchtbar ist. Wie mir Herr Prof. Correns schrieb, ist ein cytologisches Studium in nächster Zeit in seinem Institut vorgesehen.

Über den Bastard zwischen *Triticum* (= *Aegilops*) *ovatum* $\times$ *vulgare* und dessen Rückkreuzung mit *Triticum vulgare* existiert bereits eine größere Literatur (s. Bally 1912), glaubte man doch hier einen konstanten Hybriden vor sich zu haben, den man „*Aegilops triticoïdes*“ nannte. Bally stellte fest, daß die Chromosomenzahlen der beiden Eltern im Verhältnis wie 2:1 stehen (16 und 8), wie aus obiger Liste zu ersehen ist. Cytologische Untersuchung des Bastards in F_1 und F_2 ist angekündigt. Von Interesse ist bereits, daß Bally in einem spontan aufgetretenen Hybriden von *Triticum ovatum* (leider war aber der andere Elter nicht genau festzustellen) 14 haploide Chromosomen auffand. Da die Bastarde fertil sein können, dürften die Resultate wirklich so sein, daß sie uns eventuell eine Möglichkeit schaffen, „das Verhalten mendelnder Merkmale bei Bastarden mit der Zahl und Größe ihrer Chromosomen in irgendeinen Zusammenhang zu bringen“ (Bally p. 170).

Mit der Gattung *Musa* will d'Angremond (1914) experimentell und cytologisch arbeiten. Hier sind allerdings außerordentliche Schwierigkeiten zu überwinden, weil die als einer Elter benutzte *Musa sapientum* größtenteils steril ist. Ich habe aber (Tischler 1912) bereits cytologisch festgestellt, daß selbst bei guten javanischen Eßbananen in den Tropen (wie „Radjah Siam“) eine echte Befruchtung vorkommt und damit wenigstens die Möglichkeit für Hervorbringung einer F_1 -Generation gegeben ist. d'Angremond hat dann in Südamerika experimentell gefunden, daß eine Kombination von *Musa sapientum* „Gros Michel“ (mit 16 Chrom.) $\varnothing \times$ *Musa ornata* var. *chittagong* σ und *Musa Basjoo* σ (mit je 11 Chrom.) gelingt. Auf 1539 Blüten kamen jedoch nur 4 Samen, die bisher noch nicht keimfähig waren. Demgegenüber ergab eine Kombination von *Musa sapientum* var. „Appelbacove“ (mit 11—12 Chrom.) und *M. ornata* var. *chittagong* resp. *M. Basjoo* (mit 11 Chrom.) auf 1156 Blüten immerhin 38 volle und 10 taube Samen. d'Angremond hofft mit der Zeit, noch zu besseren Resultaten zu kommen.

Eine Sonderstellung — neben den echten Bastarden — verdient der von Hans Winkler (1910b) beschriebene „Burdo“: *Solanum nigrum* + *Lycopersicum* = *S. Darwinianum*. Wir hörten oben bereits, daß eine sexuelle Vereinigung der beiden Species bisher nicht gelungen

ist. Um so interessanter wäre es, wenn eine Fusion der vegetativen Zellen mit nachfolgender Reduktion der Chromosomenzahl ($\frac{12+36}{2}=24$) vorkommen könnte. Wir werden Hans Winklers ausführliche Mitteilungen noch abzuwarten haben. Vorläufig ist selbst die Existenz des „Burdo“ nicht einmal gesichert, denn Baur (1914) macht auf eine ganz andere Deutung der Zahl 24 aufmerksam, die in der Subepidermalschicht des Mischlings gefunden wurde. *Solanum Darwinianum* hat nämlich nur in der Subepidermalschicht 24 Chromosomen, in allen übrigen 72, d. h. die diploide Zahl von *Sol. nigrum*. *Sol. Darwinianum* könnte nach Baur (p. 262) also auch eine Periklinalchimäre sein mit *Sol. nigrum* als Epidermis, *S. Lycopersicum* in der subepidermalen Schicht und wieder mit *Sol. nigrum* in den nächst tieferen Schichten. Die 24 Chromosomen der Mittelschicht wären dann nur die diploide Zahl von *Sol. Lycopersicum*. Das Aussehen der nächsten Generation würde ja sofort den Streit entscheiden. Nun ist aber, wie Hans Winkler (1910a, p. 11) angibt, *Sol. Darwinianum* bisher leider steril. „Kein Same wird reif, die meisten enthalten nicht einmal einen Embryo. Aber auch diejenigen, die einen kleinen Keimling einschließen, sind nicht zur Keimung zu bringen.“

Wir haben bisher über Bastardkombinationen zwischen Eltern mit verschiedenen Chromosomenzahlen gesprochen, soweit irgendwelche cytologischen oder experimentellen Daten vorlagen. Nun bleiben, wenn wir unsere oben aufgestellte Liste ansehen, noch eine Reihe von Beispielen übrig, über die wir vorläufig nichts Sicheres wissen, und es wird in den nächsten Jahren erst gezeigt werden müssen, ob überhaupt Bastardisierungen gelingen. Es beträfe das die Gattungen (mit den aus unserer Zusammenstellung zu ersiehenden Species). *Pteris*, *Equisetum*, *Araucaria*, *Callitris*, *Ephedra*, *Peperomia*, *Morus*, *Paeonia*, *Magnolia*, *Ribes*, *Potentilla*, *Alchimilla* (denn es sind innerhalb *Sect. Eualchimilla* hier Bastardisierungen möglich, wie z. B. *A. cuneata* beweist (s. Strasburger (1904b))), *Acer*, *Gossypium*, *Primula*, *Asclepias*, *Campanula*, *Dahlia*, *Calendula*, *Crepis*, *Hieracium*, *Najas*, *Zea*, *Carex*, *Allium*, *Scilla*, *Smilacina*, *Polygonatum*, *Agave*, *Spiranthes*. Natürlich immer dabei in der Voraussetzung, daß die angegebenen Chromosomenzahlen richtig seien, und eine F_2 -Generation sich herstellen ließe, müßten wir zu interessanten Resultaten in cytologischer und namentlich in vererbungstheoretischer Hinsicht gelangen. Ob die Kombinationen gelingen werden, ob nicht, das will ich mich nicht vermessen zu prophezeien. Aber man sollte meinen, daß zwischen den Individuen mit verschiedenen Chromosomenzahlen bei *Morus*, *Primula*¹⁾, *Zea* und auch innerhalb von Gattungen, die leicht Hybriden

¹⁾ Vorläufig (Gregory 1914, p. 485) gelang es indes noch nicht, die gewöhnliche univalente Form der *Primula sinensis* mit der bivalenten zu kreuzen.

bilden, wie *Carex*, eine fertile Bastardkreuzung nicht allzuschwer fallen dürfte. Hier könnten nur wieder Species aus verschiedenen „Untergattungen“ sich schwer verbinden lassen. Als Beispiel führe ich die Gattung *Ribes* an, weil de Janczewski (1907) gerade hier in so mustergültiger Weise die einzelnen Arten wie ihre möglichen Bastarde beschrieben hat. Nun gehören die Species mit 8 Chromosomen der Sectio „*Coreosma*“ an, die mit 10 Chromosomen der Sectio „*Ribesia*“. Während Bastarde innerhalb einer Sektion sehr leicht vorkommen, sind dagegen solche zwischen Angehörigen der beiden genannten Sektionen bisher noch nicht bekannt geworden. — Und denken wir an die Familie der Orchideen, bei denen doch so leicht selbst Gattungsbastarde auftreten können. Hier sind innerhalb der Gattung *Paphiopedilum* ganz außerordentlich viel Hybriden erzeugt worden, niemals jedoch ein Bastard mit der systematisch so nahestehenden Gattung *Cypripedium* (vgl. Pfitzer 1903). Die Chromosomenzahlen sind — nach den wenigen untersuchten Species zu urteilen — bei *Paphiopedilum* 16, bei *Cypripedium* nur 11. Auch hier müssen wir uns naturgemäß auf diese Anregungen beschränken.

Eines der Ziele solcher Hybridencytologie ist, worauf wir ja mehrfach schon hingewiesen haben, die Erzeugung von Individuen mit einer „charakteristischen“ Chromosomenzahl. Gerade in F_2 sind tatsächliche Unregelmäßigkeiten innerhalb der gleichen Nachkommenschaft zu erwarten. Und wir würden uns zu fragen haben, ob zwischen den spezifischen Chromosomenzahlen und den Unterschieden in den „äußeren Merkmalen“ irgendein Parallelismus besteht. Die Möglichkeit derartiger Verknüpfung haben wir nun schon heute in denjenigen Fällen, in denen bei „Mutationen“ sich Veränderungen der Chromosomenzahl eingestellt haben. Die Gattung *Oenothera* hat sich da besonders günstig gezeigt. Wir haben bis jetzt überall in den „*lata*“- und „*semilata*“-Individuen 15 Chromosomen an Stelle der 14 diploiden (siehe zuerst Miß Lutz 1909, 1912, vgl. auch Gates und Thomas 1914) und gleichfalls überall in den echten „*gigas*“-Pflanzen 28 diploide (Miß Lutz 1907, Gates 1908 b). Gates wollte nun anfangs alle Charaktere, die bei den *gigas*-Individuen gegenüber ihren „Stammpflanzen“ neu aufgetreten waren, auf eben diese Verdopplung der Chromosomenzahl zurückführen. „In *O. gigas* we have an organism built of bricks which are larger and whose relative dimensions are also altered in some cases. These two factors will apparently account for all the differences between *O. gigas* and *O. Lamarckiana*, and the second factor may be one merely of readjustment consequent upon the first“ (Gates 1909 b). Nun ist es zwar unzweifelhaft richtig, daß die Größe der Kerne im wesentlichen mit der Chromosomenverdopplung in Beziehung zu setzen ist,

aber darum bleiben noch andere „Außencharaktere“ genug übrig, die eine solche Erklärung nicht erlauben (s. besonders de Vries 1913, p. 177).

Ein ernstlicher Einwand gegen die Gedankengänge von Gates wurde vor allem von Geerts (1911) gemacht, der, wie wir oben hörten, in seiner F_2 -Generation *O. Lamarckiana* $\times$ *gigas* nur Individuen mit 14 diploiden Chromosomen und doch Riesenwuchs zu finden meinte. Ebenfalls hörten wir aber vorhin, daß andere Autoren bereits in F_1 zu Resultaten kamen, die von Geerts abwichen. Und es fällt schwer ins Gewicht, daß vor allem Miß Lutz für eine Verknüpfung zwischen Chromosomenzahl und Außencharakter eintritt. Denn sie verfügt über besonders große Erfahrung in der *Oenothera*-Cytologie, gibt sie doch selbst an (1912, p. 390), daß sie die Chromosomenzahl in 300 Individuen studiert und in 228 davon „exactly determined“ hätte. Im ganzen (p. 420) wären von ihr ca. 8000 Metaphasen gezählt. Miß Lutz hat darunter die Chromosomenzahl in 53 Individuen der F_2 -Generation *gigas* $\times$ *Lamarckiana* untersucht (p. 399-400). „Some were observed to have low, some high chromosome numbers, but not a single instance was found in which *gigas*-like vegetative characters were associated with a low chromosome number, although many of these second generation offspring resembled *O. gigas* quite as pronouncedly as have any 21-chromosome hybrids of the first generation which I have thus far observed.“

Gates (1913b) hat sodann auf die interessante Tatsache hingewiesen, daß nicht alle *gigas*-Individuen, die aus den verschiedenen *Oenothera*-Zuchten aufzutreiben waren, sich durchweg untereinander gleich verhielten. So glückte es ihm, einige „schmalblättrigere“ Formen zu finden, als dem eigentlichen *gigas*-Typus entsprach. „(p. 132) The number of chromosomes in this narrow-leaved individual has not yet been determined, but I feel justified in predicting that it will be less than 28.“ Steht hier der exakte Beweis noch aus, daß ein Abweichen der Chromosomenzahl mit einem Abweichen in der äußeren Form zusammenhängt, so gilt das sicher nicht mehr bei den sog. „*Hero*“-Individuen. Diese sind indes nicht nur bei *Oenothera Lamarckiana*, sondern auch bei *Oe. biennis* gefunden worden (s. z. B. Stomps 1912a, 1912b, 1914). Auch sie haben noch Riesenwuchs, indes läßt sich dieser bei näherem Zusehen stets von dem „echten“ Riesenwuchs unterscheiden. Und die diploide Chromosomenzahl ist hier 21 und nicht 28! Die von Stomps und de Vries (1913) vertretene Hypothese besagt, daß bei der echten *gigas* 2 „mutierte“ Sexualzellen mit je 14 haploiden Chromosomen, bei den „*Hero*“-Individuen nur eine mutierte 14chromosomige Sexualzelle und eine gewöhnliche 7chromosomige zusammengetreten sind. Auch finden sich diese „halben Mutanten“ entsprechend häufiger ein als die „ganzen“.

Zum Überfluß stellte de Vries (1913) noch fest, daß die vorhin besprochenen experimentell hergestellten Bastarde zwischen *gigas* und *Lamarckiana*-Individuen ganz den als „halbe Mutanten“ aufgetretenen *Hero*-Exemplaren im äußeren Ansehen glichen¹⁾.

Aus der Tatsache, daß unmöglich alle Außencharaktere dieser Mutanten durch den veränderten Chromosomensatz uns „erklärt“ zu sein scheinen, wovon wir oben bereits hörten, müssen wir schließen, daß die „Mutation“ nicht etwa mit diesem cytologischen Phänomen ohne weiteres gleichzusetzen ist. Es könnte gut sein, daß die Veränderung der Chromosomenzahl auch nur ein Ausdruck der Umgestaltung des Idioplasmas wäre und unmittelbar die erhöhte Chromosomenzahl nur die Zell- und Organgröße beeinflusste.

Etwas ganz Ähnliches wie bei *Oenothera* wurde 1914 von Gregory für *Primula sinensis* entdeckt. Er berichtet darüber wie folgt (p. 485): „Two non-giant diploid plants were crossed together reciprocally. The F_1 from one of these crosses gave a perfectly normal F_2 , consisting of non-giant plants among which all the expected classes of offspring were represented in numbers closely approximating to expectation. The F_1 from the reciprocal cross gave no seeds in a cross with one of its parent races and gave only four plants as a result of self-fertilization“. Diese 4 Pflanzen waren „Riesen“. Gregory kultivierte eine von ihnen weiter (seine GT-Rasse) und konstatierte, daß hier der diploide Chromosomensatz sich von 24 auf 48, der haploide von 12 auf 24 vermehrt hatte. Eine andere (von ihm GX genannte) Rasse, die Gregory durch „Sutton und Sons“ erhielt, zeigte die gleiche Merkwürdigkeit. Zwischen kurz- und langgriffligen Pflanzen bestanden keine Unterschiede in der Chromosomenzahl. Gregory stellt in Aussicht, daß weiteres Experimentieren mit diesen bivalenten Rassen auch eine weitere Verknüpfung mit der Chromosomenforschung erlauben wird (p. 492), „for some of the experiments have already given an unmistakable indication of the existence of special interrelations (in the form of coupling or repulsion) between certain factors in the tetraploid *Primulas*“.

Für zoologische Objekte liegt übrigens ein bemerkenswerter Parallellfall vor. Günther Hertwig (1913, p. 115) zeigte, daß bei parthenogenetischen Larven von *Bufo* mit der Verringerung von der diploiden auf die haploide Chromosomenzahl ein Zwergwuchs Hand in Hand geht. Und dazu kämen dann noch die Erfahrungen

¹⁾ Über weitere Bastardisierungen zwischen *Oenotheren* mit 7 und solchen mit 14 Haploidchromosomen vgl. auch de Vries (1913, p. 178 ff.) und Davis (1914, p. 197 ff.). Ersterer stellte Kreuzungen zwischen *Oenothera gigas* und einer größeren Anzahl anderer Species, letzterer zwischen *Oe. gigas* und *Oe. muricata* her. Es werden aber keine cytologischen Daten gegeben. (Siehe bei Davis auch die Angaben über frühere entsprechende Experimente dieses Forschers.)

von pflanzlichen und tierischen Objekten her, bei denen Rassen mit anderer Valenz nicht „unter den Augen des Forschers“ entstanden, sondern in der Natur gefunden sind und entsprechende Zell- und Organveränderungen zeigen: z. B. bei *Musa* (Tischler 1910), bei *Artemia* (Artom 1912). — Wir werden in diesem Zusammenhange auch an Boveri's (1914) Hypothese zu denken haben, wonach infolge einer „abnormen Erhöhung“ der Chromosomenzahl das Wachstum der Zelle in andere als die gewohnten Bahnen geleitet werden könne, wie das u. a. vielleicht bei carcinomatösen Erkrankungen der Fall ist. Baur meint in einem Referat (Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererb.-L. Bd. 14, p. 48), daß die Auffassung, wonach das Entstehen eines malignen Tumors als eine Art „Sproßmutation“ anzusehen sei, „so sehr viel für sich“ habe, „daß man sie heute als die am besten begründete Theorie von der Natur der bösartigen Geschwülste ansehen muß“¹⁾.

Aus unserer oben zusammengestellten Liste können wir ersehen, daß die Gattung *Primula* noch ein weiteres Beispiel für „plötzliche“ Chromosomenveränderung bietet. Ich meine die Tatsache, daß bei einer Kreuzung zwischen *Pr. floribunda* und *verticillata* sich die Chromosomenzahl von 9 auf 18 erhöhte (Digby 1912), bei einer Rückkreuzung mit einem der Eltern aber wieder auf die normale 9 zurückgehen konnte. Eine Verkopplung mit „Riesenwuchs“ tritt hier nicht auf. Den Weg zu einer Aufklärung des Falles werden wir erst kennen lernen, wenn wir weiter unten über Chromosomengrößen und -formen sprechen. Mit einer „Mutation“ hat jedenfalls diese Chromosomenvermehrung nichts zu tun.

Besonderes Interesse verdienen in diesem Zusammenhange aber die von Él. und Ém. Marchal (1909, 1911, 1912) hergestellten „bivalenten“ und „tetravalenten“ Moosrassen. Während fast alle durch Verdopplung des Chromosomensatzes gegen die Norm nur eine Änderung der Größe von Zellen und Organen erfuhren, haben wir hier eine Art (cytologisch ist sie leider bisher noch nicht untersucht),

¹⁾ Hierhin gehört vielleicht auch die Beobachtung von Tournois (1914, p. 79), daß bei einem Exemplar von *Humulus Lupulus* (nach Prüfung in mehreren aufeinanderfolgenden Jahren) sowohl in den Pollen- wie in den Embryosack-Mutterzellen 15 an Stelle der 10 Haploidchromosomen konstatiert wurden. Abgesehen von einer — allerdings auch in anderen Fällen vorhandenen Monöcie — war an diesem Individuum eine eigentümliche Umformung der Staubblätter, verbunden mit Auftreten von Lupulindrüsen, wahrzunehmen. „On remarque une abondance insolite de glandes à lupuline dans le sillon dorsal des étamines. Au lieu de quelques glandes isolées et vides, tout l'espace compris entre les deux sacs polliniques externes est comblé par des glandes remplies de lupuline, ce qui donne même aux fleurs un aspect jaune brillant. Ces détails ont leur importance, car ils révèlent une différence entre la constitution et les réactions chimiques des plantes anormales et des mâles ordinaires.“ Es könnte somit nach Tournois an einen Zusammenhang zwischen Veränderung der äußeren Formen und der Chromosomenzahl gedacht werden.

in der gleichzeitig auch „andere“ Außenmerkmale auftreten, nämlich *Phascum cuspidatum*. (1911, p. 755) „Les caractères du *Phascum* aposporique sont tellement tranchés que celui qui n'en connaîtrait pas l'origine ne songeait certes pas à l'attribuer à son ascendant haploïdique“. Dieses Moos ruft uns besonders eindringlich wieder ins Gedächtnis zurück, was die Erforschung der exakten Erblchkeitslehre uns gelehrt hat. Die Stärke der Veränderung von Außenmerkmalen braucht in gar keinem Verhältnis zu der Stärke der idioplasmatischen Veränderung zu stehen. Alle die unter „Polymerie“ zusammengefaßten Erscheinungen, bei denen mehrere Gene ein Außenmerkmal in „gleicher Richtung“ zu verändern scheinen, können eine Art Analogon zu den cytologischen Funden abgeben, daß hier bei Verdopplung des Chromosomensatzes so verschiedene Veränderungen der Außenmerkmale resultieren (vgl. besonders auch Harper 1912, p. 5 Sep.). Sehr zu bedauern ist, daß die bivalente *Phascum*-Rasse steril bleibt.

Bei dieser Gelegenheit sei es mir erlaubt, noch speziell daran zu erinnern, daß alle Versuche, das verschiedene Aussehen der beiden „Generationen“ pflanzlicher Organismen, der Gametophyten und der Sporophyten, mit dem verschiedenen Chromosomensatz zu verbinden, vollständig gescheitert sind (siehe die Diskussionen bei Hans Winkler 1908, Němec 1910 a, p. 450 ff., Goebel 1913, p. 414 ff.).

Die Chromosomenforschung vermag uns aber auch noch von Nutzen zu sein, wo eine experimentelle Forschung bisher versagt, dann nämlich, wenn es sich um zwei oder mehrere systematisch weiter entfernte Species oder gar Gattungen handelt. Damit kommen wir zu einer Verknüpfung der Chromosomenforschung mit der „vergleichenden äußeren Morphologie“. Noch vor gar nicht langer Zeit wäre ein Inbeziehungsetzen dieser zwei Disziplinen als absurd angesehen worden. Auch jetzt liegt noch nicht viel Positives vor. Und bei dieser neuen „Disziplin der Zukunft“ wird man ganz besonders kritisch vorzugehen und die Phantasie zu zügeln haben, um nicht in die Übertreibungen zu verfallen, welche vielfach die Stammbaumforschungen der Haeckel'schen Schule in so berechtigten Mißkredit gebracht haben.

Braun (1907, 1909) und Matschek (1910), zwei Schüler von Val. Haecker, haben festgestellt, daß in der Crustaceengattung *Cyclops* die einzelnen einheimischen Species sich durch sehr verschiedene Chromosomenzahlen auszeichnen. Und Braun (1909, p. 478) sagt direkt: „Es zeigt sich also, daß bei den Cyclopiden parallel mit der stufenweisen Umbildung einzelner Organe (sowie der einzelnen Füßchen-segmente) auch eine Abnahme der Chromosomenzahl geht, daß die

höchstentwickelten Formen die größte, die am meisten spezialisierten Arten die kleinste Chromosomenzahl aufweisen. Da nahverwandte Arten die gleiche oder eine nur wenig verschiedene Chromosomenzahl aufweisen, so läßt sich bei den Cyclopiden die Chromosomenzahl zusammen mit charakteristischen morphologischen Merkmalen zu einer systematischen Einteilung und zur Feststellung der Verwandtschaftsverhältnisse verwenden“. Gerade in allerletzter Zeit hat im Würzburger zoologischen Institut Kornhauser (1915) die Klassifikation der ganzen Familie mit Rücksicht auf die Chromosomenverhältnisse durchgeführt. Wenn auch Matschek, der selbst so wesentlichen Anteil an der Erforschung der Copepodencytologie hat, sich sehr skeptisch zu einer Verknüpfung seiner Resultate mit systematischen Gesichtspunkten stellt, so beabsichtigt sein Lehrer Haecker doch in Zukunft gerade an dieser cytologisch nun so gut bekannten Gruppe Erblichkeitsstudien treiben zu lassen, um zu sehen, ob sich Beziehungen zwischen beiden finden. Die „systematische“ Betrachtungsweise würde aber dann auf dem gleichen Wege liegen.

Von anderer Seite, und zwar wieder von zoologischer, sind in den letzten Jahren ähnliche Spekulationen versucht worden; ich erwähne hier besonders Montgomery jr. (1910), der die in den Chromosomenzahlen vorkommenden „Variationen“ bei der Hemiptere *Euschistus* als Anzeichen dafür nimmt, daß sich genanntes Insekt „in a period of species formation“ befinde. Von ganz besonderem Interesse ist dabei die Tatsache, daß die am besten und die am schlechtesten ernährten Zellen am meisten diese Chromosomenvarietäten erkennen ließen.

Das sind natürlich alles bis jetzt nur „Indizien“. Aber sie besagen doch, daß den veränderten Chromosomenzahlen in nahe verwandten Species resp. Gattungen eine „tiefere Bedeutung“ zukommen kann. Haecker (1907, p. 66) machte erneut darauf aufmerksam, daß die Chromosomenzahlen der Tiere und Pflanzen so häufig zwei einfachen Zahlenreihen, dem „Zweiersystem“ (der „Boveri'schen Reihe“), 2, 4, 8, 16, 32 ... und dem „gemischten Zweier- und Dreiersystem“ (6, 12, 18, 24) angehören. Und neben solchen Reihen in „verwandten“ Organismen, für die auch wir uns aus unserer Liste Beispiele zusammentragen könnten, haben wir nun „Abweicher“. Gerade in der letzten Zeit mehren sich die Fälle, in denen z. B. „ungerade“ Zahlen sich als haploide finden. Das deutet auf einen „Abbau“ oder auf ein durch Spaltung vorhandener bedingtes Neuentstehen von Chromosomen hin und beides, wenn wir es „spontan“ beobachten, scheint dem Grundgesetz der Zahlenkonstanz zu widersprechen. Ja, wenn aber diese Gesetzmäßigkeit im Sinne von Strasburger, Boveri u. a. nicht mehr streng zulässig wäre, so ist offenbar der nächste Schritt der, zu sagen, daß sie überhaupt ohne Bedeutung sei. Nun, die Literatur der letzten Jahre zeigt, daß auch zahlreiche

Kritiker — mit mehr oder weniger Freude — sich bemüht haben, das ganze „Hypothesengebäude“ der Chromosomenforschung einzureißen und der „spekulativen Cytologie“ den Garaus zu machen. Das hat auch sein Gutes gehabt. Und der einzelne Cytologe wird sich wohl jetzt mehr hüten, als das manchmal früher der Fall war, Phantasien für Hypothesen auszugeben. Aber gerade der Widerstreit der Meinungen hat das Bleibende jetzt nur stärker sich von dem Phantastischen abheben lassen. An dieser Stelle sei im Anschluß an die von uns bisher behandelte Fragestellung nur einer der Kritiker näher herausgegriffen, der mit Riesenfleiß alles sich zusammenzutragen bemühte, was gegen die Konstanz der Chromosomenzahl zu sprechen schien, nämlich della Valle. Soweit ich die Literatur kenne, ist von botanischer Seite dem kenntnisreichen italienischen Autor nur von Némec (1910a) und Lundegårdh (1912), und auch da nur ziemlich kurz, geantwortet worden. Eine eingehende Durchnahme der einzelnen Punkte an der Hand der botanischen Erfahrungen steht noch aus. Wir wollen sie im folgenden versuchen. Wenn mancher dabei „Selbstverständlichkeiten“ finden sollte, so möchte ich zu bemerken geben, daß ein gänzlichcs Stillschweigen gegenüber dem einen oder anderen Einwande hier bei dem Gegner den Ausruf veranlassen könnte: „Qui tacet, consentire videtur“.

Della Valle (1909, p. 122—123) sagt, um die gewünschte Regel der Chromosomenzahl-Konstanz abzuleiten, sei eine überaus große Zahl von Hilfhypothesen nötig geworden.

«Le principali di queste supposizioni ... sono state le seguenti:

1. Le variazioni trovate dal numero normale dipendono da:
 - a) errori di osservazione.
 - b) presenza di più specie nel materiale studiato.
 - c) incroci fra varietà a n e varietà a $2n$ cromosomi.
 - d) mitosi asimmetriche.
 - e) mitosi pluripolari, amitosi, divisioni pluripolari.
2. I numeri superiori al normale trovati sono effetto di:
 - a) mancata sinapsi di alcuni cromosomi (per le mitosi di maturazione).
 - b) separazione di alcuni dei cromosomi conjugatisi (per le mit. di mat.).
 - c) ulteriore divisione di uno o più cromosomi.
 - d) presenza di cromosomi addizionali.
3. I numeri inferiori al normale sono effetto di:
 - a) incompleta segmentazione dello spirema.
 - b) presenza di cromosomi plurivalenti.
 - c) sparizione di alcuni cromosomi.

Già il grande numero dei puntelli indica che tutto l'edifizio dell' ipotesi principale è poco solido, perchè è noto che per tutte le teorie cominciano a sorgere ipotesi sussidiarie per i singoli casi (von mir gesperrt) aberranti mano mano che si va scoprendo che essa va diventando insufficiente a spiegare tutti i casi noti e va quindi avvicinandosi alla completa caduta (von mir gesperrt).»

Darauf haben wir folgendes zu erwidern.

Erstens.

Es läßt sich nicht leugnen, daß sehr oft falsche Chromosomenzahlen gezählt sind (della Valle 1a.) In vielen Fällen ist es ganz außerordentlich schwierig, ja fast unmöglich, sich absolute Klarheit zu verschaffen. Ich erinnere hier nur an ein so berühmt gewordenes Beispiel aus der Zoologie, wie es *Zoogonus mirus* für uns ist, an dem drei Forscher von großem Ruf wie Goldschmidt, Schreiner und Grégoire zu so verschiedenen Resultaten kamen (s. Grégoire 1909) und sich diese Zählungen in z. T. leidenschaftlich schroffer Weise vorwarfen. Ich erinnere aber auch an Beispiele aus der letzten Dekade botanischer Forschung, bei denen es dem Autor bewußt war, wie viel auf die Chromosomenzahl ankam. So hat z. B. Overton bei *Thalictrum purpurascens* 1904 nur 12 anstatt der richtigen, 1909 gefundenen, 24 Haploidchromosomen gezählt. So hat selbst Strasburger, der doch wohl mit die größten Erfahrungen mit Chromosomenzählungen hatte, noch (1909a, p. 34) für *Mercurialis annua* 7, für *Cannabis sativa* 9 gezählt, während die richtigen Zahlen (Strasburger 1910c, p. 466) 8 und 10 sind. Und hierbei handelt es sich doch um Pflanzen mit niedrigen Chromosomenzahlen. Noch viel schwieriger werden natürlich die Zählungen, wenn die Zahlen hohe sind. So sind mir, ebenso wie de Litardière (1912), die starken Schwankungen in den Chromosomenzahlen der von Farmer und Miß Digby (1907) untersuchten Farne verdächtig, um so mehr als Yamanouchi (1907) bei verwandten große Konstanz bemerkte. Solche Beobachtungen haben aber, sofern noch Zweifel an ihrer Exaktheit bestehen, für strenge theoretische Erörterungen auszuschneiden. Della Valle hätte ganz recht mit seinem Einwand (1a), wenn man nun die Sache ruhen ließe. Ein Raisonement, daß „wahrscheinlich“ falsche Zählungen vorlägen, ebenso (Einwand 1b und 1c) daß „wahrscheinlich“ das Ausgangsmaterial nicht einheitlich sei, nützt an sich noch nichts. Es kann aber zu einer Nachuntersuchung an größerem und vielleicht günstiger fixiertem Material veranlassen. Und dann hat sich schon oft herausgestellt, daß tatsächlich falsche Zählungen und nicht einheitliche Objekte vorlagen.

Unter das gleiche Rubrum der reinen Beobachtungsfehler, die keine „Hilfshypothesen“ sind, fällt auch della Valle's Einwand: 2a

n. 2b; denn wenn ein Autor allotype Mitosen studiert und nicht merkt, daß Synapsis und Chromosomenreduktion ausgeblieben sind, so begeht er einen Irrtum. Ich leugne nicht, daß es im Einzelfall schwer zu sagen sein kann, ob eine Chromosomenlängsspaltung erfolgt, ferner ob ein Chromosom uni- oder bivalent ist oder nicht. Ein sehr genau daraufgerichtetes Studium hat denn bisher immer auch eine Bestätigung der erwarteten Gesetzmäßigkeit gegeben. Wir denken hier z. B. an Rosenberg's (1907) *Hieracium excellens*, das 17 Gemini in der Diakinese hat, aber auch 14—15 bivalente und 6—7 univalente Chromosomen. Wenn letztere in ihrer Sonderstellung gegenüber den ersteren nicht erkannt worden wären, so hätte Rosenberg teilweise zu ganz falschen Schlüssen kommen müssen. Aber es ist klar, daß er diese Lösung der scheinbaren Widersprüche nur nach sorgfältiger Betrachtung der einzelnen Chromosomen finden und nicht von vornherein sich konstruieren durfte.

Endlich wollen wir auf eine Fehlerquelle nach Lundegårdh's Ausführungen (1912, p 431) aufmerksam machen. „Nach der Auflösung der Kernmembran werden die Chromosomen so vielen neuen Beeinflussungen ausgesetzt, daß sie . . . sehr häufig quersgmentiert werden. . . . Ob die Chromosomen . . . ganz bleiben oder sich segmentieren, ist ganz nebensächlich, eben weil die prophasische Stoffverteilung eine viel konstantere Erscheinung ist als die Verhältnisse, die den inneren Zusammenhang der einzelnen Chromosomen in der Meta- und Anaphase regeln“ (vgl. auch unter unserem Punkt II b).

Zweitens.

Auch bei richtiger und einwandfreier Chromosomenzählung und unter Berücksichtigung aller möglichen Fehlerquellen läßt sich in somatischen Kernen häufiger eine Chromosomenzahl erkennen, die der von uns als diploid angesehenen nicht entspricht. Es herrscht in der Tat hier eine gewisse Variation. Diese ist größer, als manche Autoren vielleicht denken, wurde aber bereits vor 20 Jahren bei der Aufstellung der Chromosomengesetzmäßigkeiten berücksichtigt, wie die Arbeiten von Rath's (1894) und Strasburger's (1888 und 1894) beweisen.

Lundegårdh weist mit Recht darauf hin, daß in Zukunft bei Chromosomenzählungen viel öfter angegeben werden sollte, wieviel Zählungen überhaupt vorgenommen sind und wieviel Abweichungen von der Normalzahl vorkommen. Die „unrichtigen“ Chromosomen können abhängen

a) von einer nicht völligen Trennung der Chromosomen während der Mitose, wodurch die Zahl kleiner als die erwartete wird (della Valle's Einwand 3a). In extremem Maße ist das z. B. der Fall bei *Wikstroemia indica* nach Strasburger (1909a, 1909b) oder bei *Hosta* (= *Funkia*) *Sieboldiana* (Strasburger 1899, p. 45, Sykes 1908b);

b) von einer zu weitgehenden „Zerstäubung“ der Chromosomen nach den Prophasen (della Valle's Einwand 2c z. T.). Diese Zerstäubung kann durch künstliche Beeinflussung noch sehr vergrößert werden, wie das Koernicke's (1905) Erfahrungen bei Radiumbestrahlung, Wóycicki's (1906) bei Ätherisierung, Lundegårdh's (1914a) bei hohen Temperaturen beweisen. — Es wird auf die Definition des Chromosomenbegriffs ankommen, ob man hier von einer „falschen Beobachtung“ der Chromosomenzahl spricht oder von dem Auftreten einer neuen Zahl. Lundegårdh sagt (p. 170) selbst: „Es ist möglich, daß man durch konsequentes Verwenden hoher Temperaturen eine Abänderung der Chromosomenzahl bewirken könnte.“ Das wäre dann aber eine durch Außeneinflüsse hervorgebrachte — „Mutation“. Vorläufig ist das noch nicht erwiesen, und wenn wir überhaupt Änderungen der Zahl zulassen, so wären es „Modifikationen“.

c) In manchen Geweben, namentlich solchen, die keine besonders lange Lebensdauer haben, z. B. in Endospermen (s. Tischler 1900, Némec 1910a), finden sich während der Karyokinese häufig große Unregelmäßigkeiten. Dadurch werden die Chromosomen gegen die Regel zu dem „falschen Pol“ gezogen oder gelangen gar nicht in die Tochterkerne, um entweder im Plasma zu degenerieren oder kleine Sondernuclei zu bilden (della Valle's Einwand 1d u. 1e). Ja es können sogar Amitosen resp. „Pseudoamitosen“ (d. h. durch die äußeren Verhältnisse amitoseähnlich gewordene, aber als Mitosen begonnene Kernteilungsprozesse) erscheinen. Die Chromosomen brauchen sich dabei nicht während jeder Teilung in Einzelgebilde zu sondern. Della Valle (1909, p. 77) wirft mir einen Widerspruch vor, daß ich seinerzeit für *Corydalis cava* die Individualitätslehre angenommen habe, andererseits von einem Einfluß der Temperatur auf die Chromosomenzahl spräche. Dieser Widerspruch ist nur scheinbar, da ich die Zahlen „veränderung“ nur im Sinne des unter a) aufgeführten meinte.

d) Besondere Gewebe mit speziellem „Stoffwechsel“ lassen in ihren Kernen die Karyotinmenge beträchtlich zunehmen. In solchen „hyperchromatischen“ Nuclei kann aus unbekannten Gründen eine „überzählige Längsspaltung“ beobachtet werden (della Valles Einwand 2c z. T.). Das ist in einigen Fällen genau beobachtet und natürlich auch nur da als „Erklärung“ zulässig. Besonders berühmt ist ja der Fall von *Lilium* und *Tulipa* geworden, bei denen im unteren Kern des 2kernigen Embryosacks die Chromosomenzahl sich dadurch erhöhen kann (vgl. Strasburger 1908 b). Dagegen dürfte etwas anderes in dem scheinbar analogen von Frisendahl (1912) beschriebenen Fall von *Myricaria* vor sich gehen. Denn die Erhöhung der Chromosomenzahl beruht offenbar hier auf „Querspaltungen“ und ist daher mit den von mir eben unter b) beschriebenen Beispielen gleichzusetzen. Echte Längsspaltung der Chromosomen beschreiben

aber wieder Rosenberg (1904b) für die Kerne im Suspensor von *Capsella* und v. Guttenberg (1909) für die von *Adoxa*, welche in Zellen liegen, deren Stoffwechsel durch das parasitische *Synchytrium anomalum* besonders vergrößert wurde (vgl. ferner Némec 1910 a, p. 231). Auch hier werden wir nirgends von einer „unzulässigen Hypothese“ sprechen dürfen, sondern wir beschreiben Tatsachen, die eine Veränderung der Chromosomenzahl notwendig machen.

e) Wenn Némec (1910 a) recht hat, so können auch in vegetativen Kernen, die aus irgendwelchen Gründen „pluriploid“ geworden sind, Reduktionen der Chromosomenzahl einsetzen (della Valle's Einwand 3c z. T.), die regulativ die normale Chromosomenzahl wieder herstellen. Schon Fick (1907, p. 52) hatte etwas Ähnliches für möglich gehalten und Godlewski (1909, p. 138—142, 1910, p. 91) glaubt sie für bestimmte Fälle erweisen zu können. Den positiven Angaben stehen aber auch negative gegenüber. Weder Kemp (1910) noch Strasburger (1911), noch auch Lundegårdh (1914 a) können eine regulative Chromosomenherabsetzung auffinden. Und Némec müßte wohl nochmals zwingendere Beweise für seine Auffassung bringen. Selbst wenn ihm dies gelänge, würden wir indes, worauf er selbst hinweist, noch nicht einen Beweis gegen die Zahlenkonstanz der Chromosomen haben, so wenig dieser durch die normal in der Ontogenese jedes sich sexuell fortpflanzenden Individuums auftretende „Reduktion“ gegeben ist. Im Gegenteil, wir könnten dort wie hier eher Stützen für die Lehre erwarten¹⁾.

Drittens.

Streng genommen wäre die Konstanz der Chromosomenzahl nur für die Sexualzellen wichtig. Das sah schon Strasburger (1888, p. 238) vor Jahren, und alle Kritiker haben denn auch ziemlich übereinstimmend festgestellt, daß hier sehr viel weniger Abweichungen von der erwarteten „Normal“zahl beobachtet sind als in den somatischen.

Aber es bleiben noch genug Fälle übrig, in denen einwandfrei andere Zahlen in einzelnen Kernen festgestellt sind. Wir denken da in erster Linie an die Fälle, in denen Hybridität oder äußere Einwirkungen einen gestörten Mitoseverlauf und damit eine ungleichmäßige Chromosomenverteilung hervorrufen. Alle diese Ausnahmen wären ja damit „aufgeklärt“ und della Valle könnte von un-

¹⁾ Die Versuche von Némec, auch für die durch Kernfusionen in den Endospermen pluriploid gemachten Kerne entsprechende Chromosomenherabsetzungen zu finden, erscheinen mir noch weniger gesichert (vgl. auch Saame 1906). Denn neben zahlreichen Unregelmäßigkeiten ist auch die unter a) beschriebene Erscheinung hier besonders häufig, daß die Chromosomen sich in geringerer Anzahl als bei der normalen heraussondern. So bestimmt man meistens bei Chromosomenzählungen an Endospermkernen zu kleine Werte. Das sah ich z. B. bei *Corydalis cava* (1900), das bestätigte Némec (1910 a) für *Corydalis pumila* u. a. — Eine kritische Cytologie hätte gerade an Endospermen noch sehr viel zu tun.

zulässigen Hilfhypothesen nicht mehr sprechen. Wenn jedoch Strasburger (1888) schon sah, daß einmal in einer Anthere von *Chlorophytum Sternbergianum* alle Kerne 14 Chromosomen statt der normalen 12 besaßen, oder — um auch ein Beispiel aus neuerer Zeit anzuführen — wenn gar Samuelsson (1913) für *Empetrum nigrum* berichtet, daß in den Pollen-Mutterzellen 7—8, in den Embryosack-Mutterzellen 30 auftreten, so müssen wir bis auf weiteres Hilfhypothesen heranziehen. Wir haben nun oben bereits mehrere Wege kennen gelernt und gefunden, daß neben einer tatsächlichen auch nur eine scheinbare Chromosomenveränderung möglich ist, ja daß von der richtigen Definition der Chromosomeneinheit unsere Beurteilung abhängen kann. Aber wir werden uns nicht zufrieden geben können, bis auch diese Unregelmäßigkeiten näher erforscht sind. della Valle hätte mit seiner Kritik wieder recht, wenn wir das Aufstellen der Hypothese bei der reinen Betrachtung der Phänomene in einem einzelnen Stadium als Erklärung schon hinnehmen würden.

Ich meine, wir müssen versuchen, nach zwei Richtungen hin die Hypothesen zu verfolgen. della Valle hat sie unter 2d und 3b formuliert. «Presenza di cromosomi addizionali» (dazu das Gegenstück «sparizione di alcuni cromosomi», das er unter 3c formulierte und dessen wir, da die Erscheinung mit anderem zusammenfiel, schon oben gedachten), und «presenza di cromosomi plurivalenti».

Wir haben vorhin von den Fällen gehört, bei denen durch einen „Sprung“ eine „Mutation“ ausgelöst ist und auch plötzlich eine andere als die erwartete Chromosomenzahl sich zeigt (*Oenothera*, *Primula*). Diese braucht nicht immer ein Multiplum der vorhandenen zu sein, z. B. bei den „*lata*“- und „*semilata*“-Formen der *Oenothera*. Gerade bei diesen hat aber cytologische Untersuchung jetzt schon gezeigt, daß Unregelmäßigkeiten während der meiotischen Teilungen genug auftreten, welche die Chromosomen in die „falschen“ Kerne bringen (siehe z. B. auch die Diskussion bei Miss Lutz 1912, p. 419 ff., Baur 1914, p. 300 usw.).

Wo die neue Chromosomenzahl aber ein Vielfaches der vorhandenen ist, da scheinen zunächst zwei Wege vorzüglich in Betracht zu kommen. Erstens könnte ein Kern bereits die Längsspaltung der Chromosomen durchgeführt haben, dann aber eine Kernteilung nicht darauf folgen lassen, ferner könnte eine Verschmelzung der eben gebildeten Tochterkerne möglich sein, kurz es könnte sich um Zellvorgänge handeln, die schon eine Art Analogon in den Monasterbildungen haben, die wir von tierischen Objekten kennen. Dann aber wäre zweitens daran zu denken, daß überhaupt die Reduktionsteilung gar nicht eingeleitet wird, die Kerne diploid bleiben. Auch dafür haben wir gesicherte Beispiele, wir brauchen nur an *Houttuynia cordata* (Shibata und Miyake 1908a u. b) oder an *Chondrilla*

juncea (Rosenberg 1912) zu denken ¹⁾, wo dies sowohl bei dem ♂- wie bei dem ♀-Gametophyten sich vorfindet, oder an die zahlreichen Beispiele von Ooapogamie, die wenigstens die ♀-Gametophyten diploid bleiben lassen. Im allgemeinen werden ja die Sexualzellen nicht geschlechtstüchtig sein, aber Marchal's (1909, 1911) Versuche an aposporen Moosen (jedoch nur den monöcischen) zeigen uns unwiderleglich, daß ein Diploidwerden der sonst haploiden Geschlechtszellen noch nicht eine Sterilität zu bedeuten braucht.

Auf einen ganz anderen Weg hat neuerdings Němec (1912) hingewiesen. Er beobachtete, daß bei *Gagea lutea* zuweilen 2 Spermatkerne in eine Eizelle eindringen können. Solche Fälle von „Polyspermie“ sind ja nun nichts Neues, und in der zoologischen Literatur sind sie, wie wohl bekannt ist, des öfteren im Experiment benutzt ²⁾. Němec meint aber, daß solche dispermatisch befruchteten Eizellen auch die Ursache des Entstehens neuer Rassen abgeben könnten. So könnte man sich *Taraxacum officinale* mit seinen „ca. 13“ (Juel 1904) Chromosomen so entstanden denken. *Taraxacum confertum* besitzt (Rosenberg 1909b) 8 haploide Chromosomen. Eine dispermatisch befruchtete Eizelle würde also einem Embryo mit 24 Chromosomen Ursprung geben und dieser bei Bildung der Geschlechtszellen 12- resp. durch kleine Unregelmäßigkeiten 13-chromosomige Sexualkerne erzeugen. Ebenso wäre bei *Musa sapientum* für die einzelnen Rassen (Tischler 1910) solche Berechnung zulässig und auch durch d'Angremond's (1914) neu beschriebene Rasse mit 11—12 Chromosomen nur eine weitere Bestätigung des theoretisch zu fordernden gegeben. Z. B. eine *Musa*-Rasse mit 16 Haploidchromosomen, wie *Musa* „*Radjah-Siam*“ oder „*Gros-Michel*“ erzeugte bei dispermatischer Befruchtung eine Rasse mit 48 Diploid- oder 24 Haploidchromosomen, wie sie z. B. *Musa Kladi* darstellt. Oder eine *Musa*-Rasse mit 8 Haploidchromosomen wie *Musa* „*Dole*“ könnte im gleichen Falle einen Embryo von 24 geben, resp. eine Rasse mit der Haploidzahl 12, wie bei „*Appelbacove*“.

In etwas anderer Weise wäre *Wikstroemia indica* entstanden zu denken, aus Formen, die wie *W. canescens*, 9 Chromosomen haben. Bei dispermatischer Befruchtung bekämen wir wieder 27 Chromosomen. Dies entspräche aber der haploiden Zahl (Hans Winkler 1906, Strasburger 1909a, b). Hier müßte man also noch eine Ver-

¹⁾ Diese Beispiele zeigen übrigens auch, daß das Ausbleiben einer Vereinigung der homologen Chromosomen nicht einer Repulsion im Sinne Federley's (1913) ohne weiteres gleichzusetzen ist, die auf einer „mangelnden Anziehung“ infolge des Fehlens sexueller Affinität beruht. Letzteres mag bei Eltern eines Bastards zuweilen vorkommen, die sich systematisch sehr wenig nahe stehen.

²⁾ Eine Zusammenstellung der schädlichen Folgen für die Embryonalentwicklung infolge polyspermer Befruchtung siehe z. B. in der neuesten Zusammenfassung von Godlewski (1914, p. 888ff.).

schmelzung von 2 triploiden Kernen annehmen, somit ein Ausbleiben der Reduktion oder etwas dem Ähnliches, das die Chromosomenzahl auch in den Sexualzellen triploid beläßt.

Némec beabsichtigt das Experiment wirklich in dieser Richtung zu verwenden, und wir haben so Hoffnung in absehbarer Zeit zu sehen, ob der Weg tatsächlich zum gewünschten Ziele führt.

Es bliebe noch für uns die Hypothese von den „Cromosomi plurivalenti“ zu besprechen übrig. Della Valle hat ganz recht, daß bei kritikloser Anwendung hier jede Chromosomenzahl erklärt werden kann. Das klassische Beispiel für „Sammelchromosomen“ kennen wir durch Boveri's (1899) Forschungen. Bei *Ascaris megalcephala* erfahren nämlich die Chromosomen in den somatischen Zellen eine eigentümliche „Diminution“, d. h. einen Zerfall in einzelne Chromosomenstücke¹⁾. Und es liegt nahe zu sagen, daß das Chromosom überhaupt nur scheinbar ein einheitliches Individuum, in Wahrheit aber aus vielen zusammengesetzt sei. Auch H. Nachtsheim (1913) weist darauf hin, daß bei *Apis mellifica* die Chromosomen der Reifungsteilung Sammelchromosomen sind, die nach der Reifung wieder in „Chromosomen von niedrigerer Wertigkeit“ zerfallen und demnach eine „Inkonstanz“ der Chromosomenzahl für die Gesamtontogenese des Tieres bedingen. Diesen beiden von der Zoologie hergenommenen Beispielen möchte ich vorläufig von botanischen Objekten nur den schon mehrfach erwähnten Fall von *Empetrum nigrum* vergleichen (Samuelsson 1913), aber auch hier muß unbedingt noch eine weitere Untersuchung stattfinden. Alle die anderen Beispiele, in denen vorübergehend ein Zerstäuben der Chromosomen durch äußere Mittel oder auf unbekannte Weise hervorgerufen scheint, sind „Modifikationen“. Wir haben aber schon oben berührt, daß sie das Gesetz der Zahlenkonstanz nicht erschüttern. Ganz neuerdings sind nur noch drei Fälle bekannt geworden, welche zeigen, daß bestimmte, in somatischen Zellen freibleibende kleine Chromosomen, die aber mit anderen großen durch „Verbindungsfäden“ zusammenhängen und als „Trabanten“ dieser bezeichnet wurden, in dem Gametophyten fehlen, direkt mit ihren „zugehörigen“ Chromosomen verschmelzen. Über diese drei bei *Galtonia candicans* durch Nawaschin (1912) und *Muscari tenuiflorum* (cit. bei Tschernoyarow), sowie bei *Najas marina* durch Tschernoyarow (1914) entdeckten Beispiele werden wir in unserem Abschnitt über „Chromosomenform“ Näheres hören. Schon jetzt können wir sagen, daß wir mit dem Begriff des „Sammelchromosoms“ ungemein vorsichtig operieren müssen. Wir weisen vorläufig noch alle Vorstellungen streng zurück, die aus einer zuweilen zutage tretenden „Einschnürung“

¹⁾ Siehe in dieser ausführlichen Arbeit besonders p. 415 ff. u. 425. Das Wort „Diminution“ wurde übrigens 1893 von Herla geprägt.

an den Chromosomen oder der Existenz besonderer „Chromatinscheiben“ allgemein die Plurivalenz der Chromosomen statuieren wollen. Viele Autoren haben dann von kleineren Einheiten, den „Chromomeren“ gesprochen (Farmer 1907, Fraser und Snell 1911, Wilson 1913) und möchten letztere gar mit besonderer Lokalisation von Genen in Verbindung bringen¹⁾. Das ist bestenfalls alles Zukunftsmusik. Bis auf weiteres zwingen unsere tatsächlichen Beobachtungen uns noch absolut nicht, in solchen Chromosomendifferenzierungen etwas anderes als Zufallserscheinungen zu sehen. Ich stelle mich völlig auf den Boden von Grégoire's Ausführungen, der (p. 319) 1907 sagt: „En résumé, ni l'étude du spirème somatique ni l'étude du spirème hétérotypique n'autorisent à admettre des particules autonomes, chromatiques ou autres. Elles montrent même que les premières n'existent pas et que les secondes sont, non seulement hypothétiques, mais même fort improbables“.

Wir resumieren. Die Chromosomenzahl ist tatsächlich so konstant innerhalb eines Organismus, daß, wie Němec (1910 a p. 379) sagt, es „in der ganzen Biologie nichts Analoges“ gibt, wo sich die Abnahme eines Teiles oder die Zugabe anderer Teile so genau und sicher durch zahlreiche Generationen erhalten, vererben würde, wie die Chromosomenzahl! Ausnahmen konnten bisher noch überall aufgeklärt oder der Aufklärung nahegeführt werden. Nur für das Auftreten von „überzähligen“ Chromosomen in den Sexualzellen haben wir Hypothesen aufgestellt, die aber tatsächlicher Unterlagen nicht entbehren; schließlich haben wir den Begriff des „Sammelchromosoms“ für einige ganz wenige, streng zu kontrollierende Fälle zugelassen.

Ich meine, das ist kein großes Hypothesengebäude, das auf schwankendem Grunde ruht, wie es della Valle meinte. Und zum Schluß sei nochmals auf Lundegårdh's (1912) Hinweis (p. 431) aufmerksam gemacht, wonach eine rein morphologische Definition des Chromosomenbegriffs wohl nur etwas Vorläufiges ist und die Stoffverteilung innerhalb des Kernes, die durch die inneren Verhältnisse der Nuclei bestimmt ist, als „physiologische“ Grundlage der verschiedenen Einzelchromosomen ins Auge gefaßt werden muß.

¹⁾ Wir werden weiter unten darauf zurückkommen, wie eine Zusammensetzung der Chromosomen aus qualitativ verschiedenen kleineren Einheiten manche Erblichkeitsphänomene gut erklären könnte.

II. Chromosomenform.

In einem ersten Abschnitte haben wir uns über die Chromosomenzahl orientiert, wir wenden uns jetzt zu der Chromosomenform. Allerdings werden wir uns hier leider viel kürzer fassen müssen, da viel weniger Gesichertes bekannt ist, das als Grundlage zur weiteren Arbeit dienen könnte.

In der letzten Zeit mehren sich die Fälle, aus denen hervorgeht, daß die Chromosomenform überhaupt von prinzipieller Wichtigkeit sein kann (siehe z. B. Haecker 1907, p. 40—45, Godlewski 1909, p. 142—150). Im wesentlichen waren es wieder zoologische Objekte, die zuerst eingehender bekannt wurden. Über sie haben wir hier nicht zu sprechen.

Als erste Regel muß bei Erörterung der Chromosomenform gelten: Wir dürfen nur gleiche Zellen unter möglichst gleichen Außen- und Innenbedingungen miteinander vergleichen.

Vor kurzem hat Clemens Müller (1912) eigene Untersuchungen über Blütenpflanzen mit ungleich großen Chromosomen angestellt und auch eine Liste der Fälle zusammengetragen, bei denen dies nach der vorhandenen Literatur ausgeprägter der Fall ist. Ich entnehme daraus, daß (1882) Strasburger solches als erster für *Hosta (Funkia) Sieboldiana* feststellte, daß dann (1899) Guignard das gleiche für *Najas marina* nachwies und (1901) Koernicke für *Yucca filamentosa*. Für letztere Gattung haben Cl. Müller (1910), Wóycicki (1911) und Bonnet (1912a) genauere Daten angegeben. Nach der Liste Cl. Müller's liegen noch weitere, wenn auch nicht immer so ausgeprägte, Differenzen vor bei *Gingko* (M. Jshikawa 1910), *Morus* (Tahara 1910b), *Spinacia* (Stomps 1910), *Melandryum* (Strasburger 1910c), *Mercurialis* (Strasburger 1910c), *Oenothera* (Geerts 1907), *Oryza* (Kuwada 1910), *Galtonia* (Miyake 1905), *Hyacinthus* (Hyde 1908), *Agave* (Schaffner 1909), *Beschorneria* (Cl. Müller 1910), *Epipactis* (Friemann 1910) und *Listera* (Rosenberg 1905). Dazu kommen noch manche neuere Untersuchungen, so die von Granier und Boule (1911b) bei *Impatiens glanduligera*, von Sakamura (1914) bei *Vicia Cracca*, von Lawson (1912) bei *Smilacina spec.*, von Holmgren (1913) bei *Butomus umbellatus*. Eine genauere Durchsicht der älteren Literatur würde zweifellos noch weitere Beispiele auffinden lassen; ich denke im Augenblicke gerade an Rosenberg's (1907, 1909a) *Hieracium*- und *Crepis*-Funde oder an J. B. Overton's (1905) Feststellung, daß bei *Calycanthus florida* wenigstens ein bivalentes Chromosom länger als die anderen ist¹⁾. Vor allem

¹⁾ Diese Erscheinung findet sich auch bei einigen anderen der oben aufgeführten Gattungen. Vielleicht kommt ihr eine prinzipielle Bedeutung zu.

sind die Unterschiede in der Chromosomenform nicht auf die höheren Pflanzen beschränkt. So machte van Wisselingh (1898) darauf aufmerksam, daß bei *Spirogyra crassa* zwei der 12 Chromosomen etwas länger als die übrigen sind, daß gleichfalls (van Wisselingh 1910) die Chromosomen bei *Closterium Ehrenbergii* deutlich an Länge differieren und daß dies (van Wisselingh 1908) noch ausgesprochener für *Oedogonium cyathigerum* gilt. Ferner bildete, um auch einen Vertreter der „Archegoniaten“ heranzuziehen, schon Rosen (1896) bei *Psilotum triquetrum* sehr ungleich lange Chromosomen in einem Kerne ab.

Es erscheint mir aber müßig, systematisch die ganze Literatur auf solche „ungleich langen“ Chromosomen durchzusehen, denn Cl. Müller (1912) konnte bei Durchmusterung zahlreicher Liliaceen und Amaryllidaceen zu dem Satze kommen (p. 32) „daß sich stets eine verschiedene Länge ihrer Chromosomen nachweisen ließ, wenn das auch nicht immer so in die Augen stach wie bei *Galtonia* und *Yucca*“. Und so ist es nur ein Schritt weiter, mit Cl. Müller zu sagen (p. 41): „So drängte sich mir unwillkürlich der Gedanke auf, als ob in der Mehrzahl der Fälle die Pflanzen überhaupt keine gleichgroßen Chromosomen besäßen. Die Unterschiede stechen natürlich bei ungewöhnlich langen Chromosomen (z. B. einiger Liliaceen) relativ viel mehr in die Augen, als bei den verhältnismäßig viel kleineren Chromosomen, z. B. von *Mercurialis*“. Lundegårdh (1912, p. 437—438) weist darauf hin, daß noch Angaben über „durchgehende Formen- oder Größenkonstanz in dem ganzen Individuum“ fehlen, „und es läßt sich sehr wohl behaupten, daß in betreffender Hinsicht spezifische Verschiedenheiten zwischen Somazellen und Geschlechtszellen auftreten können, da doch die Mechanik der Reifungsteilungen eine etwas andere als die der vegetativen Kernteilungen ist“. So hat auch Cl. Müller bisher nur die Chromosomenformen somatischer Kerne beschrieben, während die meisten anderen Autoren gerade die Nuclei der Reifungsteilungen studierten.

In der zoologischen Literatur der letzten Jahre spielen die sog. „Hetero- oder Idiochromosomen“ eine große Rolle (Literatur z. B. bei Correns 1907, Haecker 1907, p. 45—53, Goldschmidt 1913 b), und es dürfte jetzt nahezu sicher sein, daß sie mit der „Lokalisation“ jener Substanzen etwas zu tun haben, die das Geschlecht determinieren (siehe vor allem Goldschmidt 1913 b). Haecker (1912) hat jedoch auf die Schwierigkeiten aufmerksam gemacht, die für eine direkte Beziehung sprechen. Er meint, daß eventuell die Beschaffenheit der Chromosomen nur ein Indizium für die bereits unabhängig davon in der Zelle erfolgte Geschlechtsdeterminierung sei („Indexhypothese“). Oder, wie Baur (1914, p. 216) sich ausdrückt: „Es kann ja auch die Beschaffenheit der Chromosomen selber gewissermaßen ein sekundärer Geschlechtscharakter sein, d. h. der primäre Geschlechtsunterschied,

der irgendwo im Idioplasma lokalisiert ist, kann in den Chromosomen sich in dieser Weise äußern“. Das ist wie gesagt möglich, und neuerdings bemüht sich Goldschmidt sogar, die „sekundären Geschlechtscharaktere“ mit eben diesen Idiochromosomen in Beziehung zu setzen. In all den Fällen „geschlechtsbegrenzter Vererbung“ könnte das betreffende Chromosom entweder „Träger“ der beiderlei „verknüpften“ Faktorenkomplexe sein, oder zum mindesten ein Indizium für die Existenz derselben in der betreffenden Geschlechtszelle bedeuten. Das Pflanzenreich bietet vorläufig erst ein einziges sicheres Beispiel für geschlechtsbegrenzte Vererbung, das bei *Melandryum* von Baur (1912) und Shull (1914) unabhängig voneinander aufgefunden wurde. Dagegen sind die Versuche Goldschmidt's (1913a), auch andere Erscheinungen, wie die „Repulsion bestimmter Gene“ bei *Matthiola*, in ähnlicher Weise zu erklären, wohl überzeugend von Miss Saunders (1913) zurückgewiesen worden. Wir kommen in unserem Schlußabschnitt auf diese Verbindung von Chromosomenforschung und Verhalten der Gene nochmals ausführlicher zurück. Hier sollte der Hinweis auf die Sonderstellung der „Idiochromosomen“ und den damit im Zusammenhang stehenden Komplex von Fragen nur anregend auf die morphologischen Studien zurückwirken.

Kritische Untersucher diöcischer Pflanzen haben nun etwas den Idiochromosomen Analoges im allgemeinen nie aufgefunden. Die Angaben Darling's (1909) sind so phantastisch, daß wir nicht näher auf sie einzugehen brauchen, zudem hat sie Mottier (1914) ganz zurückgewiesen. Sykes (1909) hat jedoch bei *Hydrocharis morsus ranae*, *Sagittaria montevidensis*, *Mercurialis perennis*, *Bryonia dioica* und „*Lychnis dioica*“, Strasburger (1909a, 1910c) ebenfalls an beiden letztgenannten Pflanzen resp. *Melandryum rubrum*, sowie an *Mercurialis annua* und *Cannabis sativa*, Elkins (1914) bei *Smilax herbacea* keinen Unterschied im Chromosomensatz der beiden Geschlechter gesehen. Und das gilt auch für die Autoren, die die Frage mehr nebenbei berührten, wie das z. B. Winge (1914) für *Humulus* tut. Dem aus dem Experiment zuerst von Correns (1907) erschlossenen physiologischen Dimorphismus der ♂-Gameten ist bisher nicht wie bei so vielen Tieren ein morphologischer an die Seite gesetzt worden.

Um so eigentümlicher ist es, daß Nawaschin (1911, 1912) gerade bei einigen hermaphroditen Pflanzen Erscheinungen aufdeckte, die zu ungleicher Chromosomenzahl in den Pollenkörnern führen. In den allotypen Mitosen von *Tradescantia virginica* wurden neben Kernen mit 12 Chromosomen solche mit 11 und einem zu einem „Chromatin-nucleolus“ umgewandelten zwölften Chromosom gesehen, oder wie Nawaschin sagt, er sah Kerne mit 12 und mit $11 + x$ Chromosomen. Dabei beobachtete er in den Chromosomen-Tetraden die Kombinationen:

$$\frac{12 \text{ Chr.}}{12 \text{ Chr.}} \left| \frac{11 + x \text{ Chr.}}{11 \text{ Chr.}} \right. \quad \text{und} \quad \frac{11 + x \text{ Chr.}}{11 \text{ Chr.}} \left| \frac{11 + x \text{ Chr.}}{11 \text{ Chr.}} \right.$$

Erstere besagt, daß dabei dreierlei Zellen gebildet werden, letztere hat die normalen 12 Chromosomen ganz ausgeschaltet. Der Unterschied hängt von dem Zeitpunkt ab, in dem ein Chromosom zu dem „Chromatinnucleolus“ wird, ferner davon, ob 2 homologe Partner sich anfangs gleich oder verschieden verhalten. Sehr vorsichtig fügt Nawaschin hinzu, er wäre durchaus „nicht der Meinung, daß diese auf mannigfaltige Art und Weise sich bildenden Pollenkörner bezüglich der Funktion den typischen gleichen, d. h. zur Bildung befruchtungsfähiger Spermakerne dienen können. Die Unbeständigkeit des besprochenen Vorganges ließ namentlich vermuten, daß hier vielleicht ungünstige äußere Einflüsse im Spiele wären, die die Teilungsvorgänge unregelmäßig machten, dieselben beeinträchtigten oder sogar zum Teil hemmten“. Aber im folgenden diskutiert er dann doch die Möglichkeiten des Vergleichs mit den heterochromosomalenen Kernen der Insekten.

Die zweite hier mitzuteilende Arbeit von Nawaschin (1912) ist leider russisch geschrieben und mir deshalb unverständlich geblieben. Das russisch geschriebene Résumé hatte seinerzeit Herr Dr. Wisniewski die Freundlichkeit mir zu übersetzen. In einem deutsch abgefaßten Aufsatz kommt auch ein Schüler Nawaschin's, Tschernoyarow (1914) auf die Resultate seines Lehrers zurück. Ich entnehme daraus, daß Nawaschin bei *Galtonia candicans* die Diploidzahl der Chromosomen in den somatischen Zellen auf 18 festsetzt (entgegen der gewöhnlichen Annahme von 16). Freilich sind 2 Chromosomen ziemlich winzig. Diese Idiochromosomen sind immer mit 2 Chromosomen gewöhnlicher Größe durch feine Verbindungen verbunden und werden, wie wir schon oben hörten, als „Trabanten“ der anderen Chromosomen bezeichnet. Bei der Reduktionsteilung verschmelzen sie mit ihren zugehörigen Chromosomen und die Haploidzahl ist somit nicht 9, sondern, wie das alle bisherigen Untersucher konstatierten, nur 8. Einige Individuen lassen nun 2 ganz gleiche Idiochromosomen in den somatischen Kernen erkennen. Andere dagegen weisen ein größeres und ein kleineres auf. Auch *Muscari tenuiflorum* hat nach Nawaschin einen derartigen Kerndimorphismus, nur hat die „asymmetrische“ Rasse hier im Gegensatz zu *Galtonia* gar nur einen Trabanten. Wem fielen hier nicht die morphologischen Ähnlichkeiten mit dem Verhalten der Insekten auf? Merkwürdig aber bleibt, daß sich bei diesen Pflanzen noch gar keine Beziehung zur Geschlechtsdetermination erkennen läßt.

Clemens Müller (1912) hatte in vegetativen Kernen von *Najas marina* im Gegensatz zu Guignard's (1899) Funden 14 als Diploidzahl bestimmt. Tschernoyarow zeigte nun (1914), daß beide

Forscher recht haben. In den somatischen Kernen finden sich die 12 großen und 2 kleinen Chromosomen von Cl. Müller. Die beiden letzteren sind jedoch Trabanten von 2 größeren und verschmelzen in den Reduktionsteilungen mit ihren zugehörigen Chromosomen, so daß die Haploidzahl tatsächlich 6 ist, wie Guignard feststellte. Nach einer „asymmetrischen“ Rasse von *Najas marina*, die man in Analogie zu Nawaschin's Funden erwarten sollte, hat Tschernow bisher vergeblich gesucht.

Solche großen Unterschiede in der Form wie bei den letztgenannten Pflanzen sind, soweit wir wissen, nicht sehr häufig. Außer diesen mit Trabantenchromosomen versehenen kämen noch die Fälle von *Yucca*, *Hosta* usw. als extreme in Betracht, über die wir vorhin schon referierten. Hat nun überhaupt die Form eine tiefere Bedeutung?

Meek (citirt bei Farmer und Digby 1914) hatte vor kurzem für zoologische Objekte gemeint, daß phylogenetisch tiefer stehende Organismen im Durchschnitt kleinere Chromosomen besäßen als höhere. So unglaublich jedem, der nur einigermaßen mit der Literatur vertraut ist, die Sache von vornherein scheinen mußte, haben sich Farmer und Miss Digby doch die Mühe genommen, den Satz von Meek an zahlreichen aus Tier- und Pflanzenreich genommenen Beispielen nachzuprüfen. Das Ergebnis war eindeutig, daß die von Meek angenommene Gesetzmäßigkeit nicht existiert. Wir kennen auch keine Gründe dafür, warum bei einigen Organismen die Chromosomen -- in gleichen Stadien betrachtet -- klein, nahezu kugelförmig oder ellipsoidisch, bei anderen zu langen Bändern oder Schleifen ausgezogen sind. Innerhalb gewisser Gruppen sind ja manchmal die Chromosomenformen ziemlich konstant, so z. B. bei den Basidiomyceten, bei denen aber, wie wir hörten, im allgemeinen die Chromosomenforschung noch so im argen liegt. Gleich die Ascomyceten zeigen dann schon wieder ein gegenteiliges Verhalten. Hier können wir noch nicht einmal die Probleme formulieren, die zu einer späteren Erklärung führen werden.

Wegen der Kleinheit der Chromosomen hat man fast durchweg seine Zuflucht zu ungefähren Größenschätzungen genommen. Daß aber eine exaktere Beurteilung in der Zukunft einzusetzen hat, liegt auf der Hand. Als erste haben für botanische Objekte Farmer und Digby in der eben genannten Arbeit eine Anzahl Messungen angestellt. Wir müssen etwas näher darauf eingehen, da sie über die vorzunehmende Methodik Näheres aussagen. Die Chromosomenvolumina wurden also in den Anaphasen der heterotypen Teilung nach der Formel $v = \frac{4}{3} \pi a^2 b$ gemessen, worin a die halbe Breite, b die halbe Länge der Chromosomen bedeutet. Die Hauptschwierigkeit

liegt bei dem Messen der Chromosomenbreite. Die britischen Autoren glauben, daß jedenfalls nur die erste Dezimalstelle (in μ gemessen) Anspruch auf Genauigkeit hat. Das ging auch aus wiederholten Messungen an den gleichen Chromosomen „under various conditions and at different times and dates“ hervor, die vorgenommen wurden, um die Grenze der persönlichen Fehlerquellen kennen zu lernen. Auch achteten sie auf mögliche Unterschiede bei verschiedener Fixierung und Färbung, fanden aber in guten Präparaten, daß die hierdurch eventuell resultierenden Fehler den „persönlichen“ an Bedeutung nachstehen¹⁾. Dagegen konnte eine zu helle Lichtquelle beim Messen störend wirken.

Die Messungen wurden so gemacht, daß die Chromosomen mit der „Camera lucida“ so genau als möglich bei einer Vergrößerung von 2520 gezeichnet wurden. Daneben scheinen auch direkte Messungen mit dem Ocularmikrometer vorgenommen zu sein. Die Forscher, welche tierische Chromosomen gemessen haben, nämlich in erster Linie Frh. Erdmann (1908 b), Baltzer (1909) und Kiyoshi Katsuki (1914), heben indes ausdrücklich hervor, daß nur ein Messen an sorgfältig gezeichneten Chromosomen zum Ziele führt. Koehler (1912) hält auch diese Methode für inexakt, da der „subjektive Fehler bei der Kleinheit der Objekte nicht unbeträchtlich“ ist. Er verzichtet infolgedessen ganz auf Chromosomenmessungen. Frh. Erdmann (1912, p. 484 u. 536) weist diese Resignation aber schon als viel zu weitgehend zurück.

Für die Vielgestaltigkeit der Chromosomen und die mannigfachen bei einer Volumenmessung in Betracht kommenden Formeln werden wir in erster Linie auf Katsuki's Arbeit zurückgehen, der mit *Ascaris megalocephala* arbeitete, da dieser Autor nicht nur „Ellipsoidformeln“ verwendet, sondern auch auf andere Rücksicht nimmt.

Cylinderförmige Chromosomen wurden z. B. nach der Formel $v = 2\pi a^2 b$ gemessen (wenn wir wieder die bei Farmer und Digby genannten Buchstaben einführen). Oder wie Katsuki sagt: $\pi \cdot \text{Länge} \left(\frac{\text{Breite}}{2} \right)^2$. Bei „birnförmiger“ Gestalt der Chromosomen zerlegte Katsuki das Chromosom in ein Paraboloid und in ein halbes Ellipsoid, berechnete jedes Volumen für sich und addierte die erhaltenen Größen. Die Paraboloidformel lautet aber: $\frac{1}{2} \pi \frac{\text{Länge}}{2} \left(\frac{\text{Breite}}{2} \right)^2$

¹⁾ Demgegenüber gibt für zoologische Objekte Baltzer (1909, p. 553) an, daß die Chromosomen bei Heidenhainfärbung beträchtlich dicker als bei Safraninfärbung erscheinen, und v. Baehr (1909, p. 271) sagt, daß die Chromosomengröße bei Heidenhainfärbung „auch einigermaßen“ vom Grade der Differenzierung abhängt. Letzteres wird sicher sehr zu beachten sein.

oder in den von uns gebrauchten Zeichen $\frac{\pi a^2 b}{2}$, die für das halbe Ellipsoid nach unseren obigen Auseinandersetzungen $\frac{2}{3}\pi a^2 b$. Natürlich

würden a und b dann nur die halben Längen und Breiten der betreffenden Teilstücke des Chromosoms, nicht der ganzen Chromosomen sein. Außerdem hat Katsuki auch noch die Variabilität mit Standardabweichung und Mittelwert und damit den Variationskoeffizienten gemessen. Diese Forschungen haben bereits interessante Resultate ergeben, so z. B., daß der Wechsel der Chromosomenform während eines Chromosomen„cyklus“ sich zahlenmäßig zum Ausdruck bringen läßt, vor allem aber, daß auf diese Weise auch kleinere Differenzen objektiv erkannt werden können. Denn als Katsuki die Einzeltiere in bezug auf die ihnen eigentümlichen Chromosomengrößen untereinander verglich, wurde er dabei „mit äußerst charakteristischen und typischen Unterschieden bekannt, welche in den für die Variabilität der Chromosomengröße konstruierten Kurven zum Ausdruck“ kam. Allein durch diese Kurven konnte er 2 Gruppen von Tieren in dem Gesamtmaterial unterscheiden.

In zahlreichen Fällen, namentlich da, wo die Chromosomen schleifenförmig sind oder selten in einer optischen Ebene ausgebreitet liegen, wird es schwierig sein, irgendeine Formel für die Volumberechnung der Chromosomen aufzustellen. Die Praxis wird wohl aber lehren, auch dieser Schwierigkeiten Herr zu werden. Vorläufig ist eben noch nirgendwo möglich, absolute Werte für die Chromosomengröße zu bekommen. Oder wie Frl. Erdmann (1912, p. 485) sagt: „Alle diese Messungen sollen aber unter der stets zu beherzigenden Voraussetzung ausgeführt werden, daß sie ihres relativen Charakters wegen nur mit Vorsicht zu gebrauchende Näherungswerte darstellen“¹⁾.

Für pflanzliche Objekte ist hier jedenfalls noch ein großes Arbeitsfeld offen.

In seiner im Jahre 1910 erschienenen Abhandlung berichtet schon Strasburger (1910a) zusammenfassend darüber, wie nahe verwandte Species oder Rassen sich — natürlich unter gleichen Außen- und möglichst gleichen Innenbedingungen in gleichem Entwicklungsstadium betrachtet — durch ihre Chromosomengrößen unterscheiden könnten. Nach den Zeichnungen und ungefähren Schätzungen

¹⁾ Frl. Erdmann erwähnt übrigens noch, für den Fall, daß sich die Chromosomen einmal nicht einzeln messen lassen, ein von Conklin angegebenes Verfahren, das brauchbar sein kann, nämlich die Äquatorialplatten zu messen. Sie können zuweilen „im Stadium größter Dichtigkeit einem flachen Cylinder oder einer Scheibe gleichen. Diese sind durch Durchmesser und Höhe bestimmt. Natürlich werden hierdurch ganz approximative Werte geschaffen“.

sind z. B. die Chromosomen bei *Alchimilla Sectio Eualchimilla* ebenso groß wie bei *A. arvensis*, die von *Drosera rotundifolia* wie bei *Dr. longifolia* oder die von *Wikstroemia canescens* wie die von *W. indica*. Die Erhöhung des Chromosomensatzes im Kern hat kein (zum mindesten kein wesentliches) Kleinerwerden der einzelnen Chromosomen im Gefolge gehabt, ja bei *Wikstroemia indica* sind die Gemini gar noch größer als bei *W. canescens* (p. 401).

Gerade entgegengesetzt verhält sich nun der von Farmer und Digby cytologisch untersuchte Primelbastard (1914). Die Chromosomenmessungen ergaben hier:

	Durchschnittl. Länge d. Chrom.	Durchschnittl. Breite d. Chrom.
Die mit 9 Chrom. ausgestatteten Individuen hatten	1,262 μ	1,11 μ
Die mit 18 Chrom. ausgestatteten Individuen hatten	1,022 μ	0,874 μ
	Volum jedes Chrom.	Summe der Chrom.-Vol.
Die mit 9 Chrom. ausgestatteten Individuen hatten	0,8141 c μ	14,65 c μ
Die mit 18 Chrom. ausgestatteten Individuen demnach	0,4088 c μ	14,71 c μ

Mit anderen Worten: Die in jedem Chromosom enthaltenen Substanzmengen verhalten sich bei den „uni-“ und „bi-“valenten Individuen wie 2:1. Eine Größen- resp. Volumvergleichen der Kerne hatte eine derartige Gesetzmäßigkeit nicht erkennen lassen. — Jetzt wird auch einleuchten, warum wir dies *Primula*-Beispiel nicht bei den „Mutationsvorgängen“ von *Oenothera* und *Primula sinensis* besprachen. Die Chromosomenmessungen haben eben gezeigt, daß hier etwas anderes vorliegt¹⁾ und daß je 2 Chromosomen der scheinbar „bivalenten“ Rasse je einem „univalenten“ entsprechen.

Recht eigenartig ist noch ein Fall, den wieder Gregory (1909) bei einer anderen „Gigas-Rasse“ von *Primula sinensis* fand. Hier war nämlich die Haploidzahl der Chromosomen gegen die typische Rasse nicht verändert (12), nur waren bei der Riesenrasse die Chromosomen sämtlich größer. Die Kern- resp. die Zellgröße wird also nicht durch die Zahl, sondern durch die Form resp. die Masse beeinflusst. Genauere Chromosomenmessungen stehen noch aus. Hier würde man viel eher von einer „Mutation“ sprechen können als bei den *Primula*-, „*Kewensis*“-Exemplaren.

¹⁾ Die von Roth (1906) untersuchten *Rumex*-Arten lassen auch mit der Chromosomenvermehrung z. T. eine Größenabnahme Hand in Hand gehen. Nähere Messungen wären sehr erwünscht.

Den Weg, wie solche Änderungen der Chromosomengrößen im Einzelfalle vielleicht vor sich gehen könnten, lehren gewisse Chromosomen-„Modifikationen“. Miss N. E. Stevens (1912) wies darauf hin, daß bei *Fagopyrum esculentum* — besonders deutlich in den Anaphasen der heterotypen Teilung — die Chromosomen in den beiden „heterostylen“ Rassen verschiedene Größen haben. Die Chromosomen der kurzgriffligen Form haben nahezu einen zweimal so großen Durchmesser als die der langgriffligen Form. Die Verf. fährt fort (p. 294): „As it is entirely improbable that this difference in size can be due to any difference in the hereditary qualities borne by the two sets of chromosomes, it appears to be related with the corresponding, though smaller difference in the size of the microspore mother cells at this stage“. Das präzisiert das Problem noch nicht klar, denn nach allen sonstigen Erfahrungen wäre ja gerade die Zellgröße eine Funktion der Kern- resp. Chromosomengröße. Die heterostyle *Houstonia coerulea* ließ in den gleichen Anaphasen weit weniger ausgeprägte Größenunterschiede zwischen den Chromosomen erkennen. Vor allem dürften aber Untersuchungen von Wichtigkeit sein, die an Pflanzen vorgenommen werden, welche 2 Sorten von Stamina an einem und demselben Individuum haben. Hier wäre in der Tat ein genotypischer Unterschied zwischen den verschiedenen großen Pollenkörnern sehr unwahrscheinlich, was bei *Fagopyrum* mir noch nicht so erwiesen ist als Miss Stevens. Ich habe an *Lythrum Salicaria* derartige Studien begonnen, bin jedoch noch zu keinem brauchbaren Resultat gelangt.

Jedenfalls müssen wir aber mit rein trophischen Einflüssen rechnen, die die Chromosomenform mitbestimmen und deren Zurückführung auf bekannte Faktoren uns zurzeit noch unmöglich ist. Ich brauche nicht auszuführen, wie dadurch die Beurteilung der Chromosomenform erschwert wird.

Am einfachsten werden noch „Hemmungsbildungen“ der Chromosomen zu „verstehen“ sein. Ich habe dafür (Tischler 1910) an *Musa*-Pollen-Mutterzellen instruktive Bilder erhalten. (Man vergleiche z. B. meine Fig. 32 u. 34 mit 33 u. 35 für die *Var.* „*Radjah-Siam*“). Und entsprechend waren auch eine ganze Reihe von Kernen kleiner, als man erwartete. Ich faßte sie (p. 648) als „in ihrem Wachstum zurückgeblieben“ auf.

Von Interesse würde es sein, die Entwicklung der Chromosomen in solchen Pollen-Mutterzellen zu verfolgen, die in nicht mehr voll funktionstüchtigen Antheren sich bilden. Diese kann man bei manchen „heterantheren“ Pflanzen finden, z. B. bei *Cassia Fistula* mit ihren „Beköstigungs-“ und „Befruchtungsantheren“ (s. z. B. v. Kirchner 1911, p. 98 ff.). Auch diese Fragen sind von mir in Angriff genommen, freilich ebensowenig bisher mit einem der Mitteilung wertigen Resultat.

Katsuki (1914) zeigte durch seine oben erwähnten genauen Chromosomenmessungen, daß die Chromosomengrößen in den Oogonien und Spermatogonien von *Ascaris megalocephala* nicht unbeträchtlich differieren. Da die „Erbqualitäten“ hier wohl sicher die gleichen sind, stoßen wir wieder auf die von uns nicht näher analysierbaren „Inneneinflüsse“.

Im Gegensatz dazu liefert Montgomery (1910) uns ein sehr schönes Beispiel dafür, daß auch bei sehr verschiedener Ernährung der Zellen die Chromosomen die gleiche Größe behalten können. Bei der Hemiptere *Euschistus spec.* sind in einzelnen Follikeln des Hodens die Spermatocyten, Spermatiden und Spermatozoen konstant erheblich größer als in anderen desselben Individuums. Die verschiedene Zellgröße ist wieder auf trophische Einflüsse zurückzuführen. Aber (p. 128) „*Euschistus* presents a very beautiful and decisive natural experiment in which cells of the same kind receive different degrees of nutrition, and in which despite marked growth differences of other substances the mass of chromatin remains very constant“.

In somatischen Zellen, und zwar im Verlauf der „Furchungsteilungen“, hat Frl. Erdmann (1908 a u. 1908 b) eine gesetzmäßige Abnahme der Chromosomengrößen während der Entwicklung gefunden, so daß z. B. die Chromosomen auf dem Pluteusstadium „nur $\frac{1}{40}$ des Volumens von den Chromosomen der ersten Spindel“ besitzen (1908 a, p. 879). Andere Autoren (Baltzer 1909) haben indes die Resultate von Frl. Erdmann bisher nicht bestätigt und Godlewski in seiner Zusammenfassung (1909, p. 143 ff.) schließt mit den Worten: „Wir ersehen also, daß die Sache noch nicht definitiv erledigt ist.“

Klarer als über die schwer zu präzisierenden Inneneinflüsse sehen wir schon in manchem, was die Wirkung äußerer Einwirkungen auf die Chromosomenform anlangt. Haecker's (1907, p. 54) Ausspruch, daß man sich die Chromosomen nicht als zu „starre Körper denken“ dürfe, „welche wochen- oder monatelang in derselben Form verharren“, findet sich hier so recht verifiziert. Matschek (1910, p. 110) erinnert in einer Zusammenfassung an die älteren Experimente R. Hertwig's an strychnisierten Seeigeleiern, sowie an die von Haecker und Schiller an ätherisierten Furchungseiern von *Cyclops*. Und Frl. Erdmann (1908 b) stellte namentlich den Einfluß der Temperatur bei Seeigeleiern einer und derselben Art auf die Chromosomengröße fest (siehe die Tabellen auf p. 88—90). In der Kälte (10° C) waren die Chromosomen am größten, in der Wärme (20° C) am kleinsten, während sie bei mittlerer Temperatur (15—16° C) auch eine Mittelgröße annahmen.

An pflanzlichen Objekten hat vor allem Němec (1910 a, p. 260 ff.) planmäßig gearbeitet. Dieser Forscher zeigte, daß z. B. Benzindämpfe, die mindestens eine Stunde lang bei gewöhnlicher

Zimmertemperatur einwirkten, den Chromosomen eine andere als die „gewohnte“ Form geben konnten. Sehr gut eigneten sich für diese Versuche die Keimpflanzen von *Allium montanum*, ebenso die Wurzeln von *Galtonia candicans* und *Vicia Faba*. Die sonst längeren schleifenförmigen Chromosomen wurden bei dieser Behandlung kurz und dick. An den Polen im „Diaster“ spreizten sie auch stärker auseinander, als das sonst der Fall war.

Lundegårdh (1914 a) konnte ähnliche Veränderungen der Chromosomenform durch Eingipsen der Wurzeln erreichen: es bekamen dann selbst Spireme schon „metaphaseähnliche“ Chromosomen. Ebenso wurde durch abnorme Temperatur (p. 169) oder Chloralisierung (p. 174) eine Beeinflussung erzielt (1914 b, p. 153). „Alle diese Chromosomenmodifikationen funktionieren doch durchaus normal; ihre Qualität hat offenbar keine Veränderung erlitten. Es handelt sich hier um Hemmungsbildungen, und es wäre nicht unwahrscheinlich, daß die auffallende Kürze und Dicke der heterotypischen Chromosomen mit Hemmungen zusammenhänge. Denn diese Teilung verläuft, wie man weiß, recht langsam“.

Auf eine Fehlerquelle macht noch insbesondere Haecker (1907, p. 44—45, 53 ff.) aufmerksam, nämlich darauf, daß die einzelnen Chromosomen eines Kernes ungleich rasch wachsen können. So können Größen- und Formunterschiede vorgetäuscht werden, die aber nicht real existieren und in Wirklichkeit wieder ausgeglichen werden. Für pflanzliche Objekte sei z. B. auf die Ausführungen von Gregory (1905) an *Lathyrus*-Bastarden verwiesen.

Aus den bisherigen Auseinandersetzungen kann man wohl allgemein den Schluß ziehen, daß es sich bei der Formbildung der Chromosomen um noch durchaus ungeklärte, von Außen- und Inneneinflüssen jedenfalls stark abhängige Prozesse handelt. Della Valle (1911, 1912, 1913) möchte nun ganz generell die Gesetze, die beim Entstehen von Kristallen gültig sind, auch auf die der Chromosomen übertragen und in diesen weiter nichts als eine Art von Eiweißkristallen sehen. Wie aber die Zahl und Größe von echten Kristallen etwas im Prinzip für die „Erkenntnis“ eines Stoffes ziemlich unwichtiges ist, so möchte della Valle auch folgern, daß die Chromosomenbildung und -größe theoretisch ohne jede tiefere Bedeutung sei. Della Valle glaubt nun bei *Salamandra maculosa* und anderen Tieren beobachtet zu haben, wie Chromosomenzahlen und -größen in beständiger gegenseitiger Beziehung zueinander innerhalb eines und desselben Individuums außerordentlich variieren können. Er hat sich ein besonderes Schema konstruiert und die verschiedenen „Kristallisationsmodifikationen“ sogar mit besonderen Namen versehen. So spricht er von Etomeren, wenn wir normale Mitosen vor uns haben, von Pleiomeren, wenn die Mitosen eine höhere Chromosomenzahl und

dabei kleinere Chromosomen als gewöhnlich besitzen, von Pleistomeren, wenn das Chromatin bei der Teilung nur eine „*divisio per granula*“ haben soll, von Myriomeren, wenn man sonst von Übergängen zwischen Mitosen und Amitosen oder Pseudoamitosen spricht, endlich von Aphanimeren, die er gleich den echten Amitosen setzt. Das Karyotin würde also in wenigen großen oder in vielen kleinen Kristallen ausgefällt werden, in granulär zerstäubter Form oder so wie im „ruhenden“ Kern bleiben. Auf einer Tabelle (1911, p. 146) führt della Valle eine Reihe von Beispielen aus dem Tier- und Pflanzenreich vor, mit denen er beweisen will, daß die genannte „Reihenfolge“ auch anderswo als bei den von ihm untersuchten Objekten sich zeigt. Die zoologischen Objekte lasse ich hier fort und führe nur die drei botanischen vor. (Dabei bedeutet ein + Vorhandensein des „gewünschten“ Typus, während ein ? die Existenz des betr. Stadiums fraglich erscheinen läßt.)

	Etomere	Pleiomere	Pleistomere	Miriomere	Aphanimere
„Antipodi di					
<i>Lilium</i>	+	+	+	+	+(?)
Endosperma di					
<i>Vicia Faba</i>	+	?	?	+	+
Nuclei di					
<i>Codium</i>	+(?)	+(?)	+	+	+

Der Botaniker wird von vornherein das von della Valle beigebrachte Beweismaterial etwas skeptisch betrachten, wenn er sieht, daß von den 3 Beispielen 2 Antipoden und Endosperm betreffen. Die „Pleiomerie“ bei *Lilium* haben wir zwar oben ganz anders aufgeklärt, die bei *Myricaria* (Frisendahl 1912) würde ja aber ganz ins Schema della Valle's passen. Von „Pleisto-“ resp. „Myriomerie“ ist mir hier nichts bekannt, man müßte denn an Kernfragmentationsvorgänge denken, die bei diesen vergänglichen Zellen sich leicht — auch in anderen Pflanzen — einfinden. Gleich unglücklich ist das Beispiel des *Vicia*-Endosperms¹⁾. Die „Zwischenglieder“ sind zwar mit ? versehen, aber wenn man an die in Endospermen häufigen Kernfusionen denkt, die eine Erhöhung der Chromosomenzahl bedingen, so hätte sie Verf. sich vielleicht doch auch noch konstruieren können. Die

¹⁾ Auf p. 138 bemerkt della Valle noch, daß auch die zahlreichen Bilder von Kernteilungen hybrider Pflanzen (Juel, Tischler, Farmer u. Digby), die wir oben erwähnten, in diese Kategorie gehörten. Auch will er hierhin die in Wahrheit Kernfusionen bedeutenden „Amitosen“ stellen, die vor Jahren v. Wasielewski beschrieb. Die erstgenannten Beispiele sprechen nun bei näherer Prüfung gerade für das Erhaltenbleiben der „Chromosomenindividualität“ und die letzteren sind seinerzeit irrig gedeutet. Wie man sieht, ist das botanische Material höchst unkritisch verwertet.

Pseudoamitosen resp. Amitosen (oder wie della Valle sagt „Myriomerie“ und „Aphanimerie“) werden auch von niemandem gegen die Konstanz der Chromosomenform angeführt werden, der unserer Forderung eingedenk blieb, nur gleiche Stadien miteinander zu vergleichen. Bei diesen Unregelmäßigkeiten sind aber in der Karyotinverteilung der Kerne Bedingungen realisiert, wie sie sonst in den „ruhenden“ Kernen sich finden. Und daß hier die Chromosomen meist nicht als „sichtbare Einheiten“ auftreten, war schon den ältesten Beobachtern der pflanzlichen und tierischen Kernteilungen bekannt und hat sie nicht gehindert, ihre von della Valle bekämpfte Lehre zu begründen.

Wie sehr aber della Valle ganz Unzusammengehöriges in seine Tabelle nebeneinander placiert, lehrt wohl am besten das *Codium*-Beispiel. Er beruft sich auf die alten Angaben von Schmitz (1880!) und Berthold (1881!), die für feinere Details der Karyokinesestudien an Algen so ziemlich an der Grenze der prähistorischen Forschung liegen. Weiter gibt della Valle dann zu, daß 1894 Fairchild die alten Angaben eigentlich nicht bestätigt, sondern vielmehr gefunden habe, daß Amitosen und Karyokinesen hier ganz getrennt nebeneinander vorkämen (p. 142). „È però da osservare che anch' egli nella prima (scil. Amitose) trova che il contenuto nucleare non è omogeneo“, im Gegenteil immer etwas körnig wäre, manchmal zeige er sogar viele kugel- bis stäbchenförmige Chromatinkörperchen; „e per la seconda (scil. Karyokinese) le figg. 16—17 che egli dà non sembrano punto anafasi di un processo mitotico tipico, ma piuttosto quelle di una „frammentazione cariocinetica“ e che quindi è più che probabile che anche in questo materiale esistano numerose forme intermedie fra la cariocinesi e l'amitosi“. Daß der Inhalt in den Amitosenkernen etwas körnig ist, kann weder für noch gegen della Valle sprechen, denn auch in Ruhekernen ist er nicht „homogen“ oder braucht er nicht homogen zu sein. Und was im übrigen die „eigentümlichen“ Karyokinesen angeht, so genügt es wohl auf von Neuenstein's Arbeit (1914) zu verweisen. Da lesen wir erstens auf p. 53ff. von dem eigentümlichen Verhalten der Nucleolen bei der Teilung, die die Bilder so sonderbar erscheinen lassen, und zweitens hören wir, daß cytologisch einwandfreie neuere Darstellungen über die *Siphonales* (mit Ausnahme etwa von *Vaucheria*) nicht existieren.

Und das ist alles, was della Valle von botanischen Objekten zur Bekräftigung seiner revolutionären Thesen heranzieht!

Wir haben oben schon weit „bessere“ Beispiele kennen gelernt, die della Valle für seine Theorie hätte verwerten können, so das Beispiel vom Embryosack der *Myricaria*, ferner die „überzählige“ Segmentierung der Chromosomen bei Einwirkung von Radiumstrahlen, Ätherisierung, hohen Temperaturen usw., oder auch ganz „spontan“.

Aber wir haben gerade erkannt, daß alle diese Dinge die Regel von der Konstanz der Chromosomenzahl nicht erschüttern können.

In seiner großen Arbeit aus dem Jahre 1912 verbreitet sich della Valle noch sehr ausführlich über die Faktoren, welche die Chromosomengröße determinieren. Immer wieder sucht er den Satz zu beweisen (p. 145) „che il numero dei cromosomi di una mitosi è il quoziente fra la quantità di cromatina disponibile e la grandezza media di cromosomi“. Es macht ihn auch nicht weiter stutzig, daß einer der besten gegenwärtig lebenden botanischen Cytologen, nämlich Némec (1910 a, p. 404) ausdrücklich sagt, „die Chromosomen, die sich aus verschiedenen großen Kernen differenzieren, sind meist, sowohl was ihre Zahl als auch was ihre Größe betrifft, gleichgroß“ (vgl. auch die weiteren Ausführungen hier p. 404 ff.). Della Valle gibt (1912, p. 145) nur zur Antwort, es handle sich in den Fällen, die Némec im Auge hätte, offenbar um „Ausnahmen“. Die von della Valle selbst herangezogenen Beispiele sind nicht streng beweiskräftig, weil nicht Chromosomen in gleichen Geweben und in derselben Phase, ja nicht einmal bei derselben Species verglichen werden. Der Fall, den Gregory (1909) mit der Riesenform der *Primula sinensis* entdeckte, hat uns ja vorher bereits beschäftigt. Und wir haben in ihm nicht nur eine einfache „Ernährungsmodifikation“ gesehen, bei der durch reichlichere Karyotinmengen die Chromosomen größer wurden.

Mit den Vorstellungen della Valle's ist eine in ihrer Form charakteristische Einheit der Chromosomen unverträglich. So bemüht er sich denn vor allem nachzuweisen, daß die beobachteten Formdifferenzen nur Zufallserscheinungen seien und Modifikationen darstellten, die den Variabilitätskurven entsprächen. Ja er wagt selbst folgenden Satz (1913, p. 15 Sep.). „Was die Größenunterschiede der Chromosomen untereinander anbetrifft, und denen zufolge zahlreiche Autoren eine Erkennbarkeit der einzelnen Chromosomen in aufeinanderfolgenden Teilungsstadien behaupteten (!sic!), so gestatten die mit den besten für so kleine Körper anwendbaren Meßbehelfen durchgeführten Bestimmungen wohl den Schluß, daß derartige Unterschiede tatsächlich existieren; die statistische Analyse der erhaltenen Zahlenwerte zeigt jedoch, daß diese Unterschiede, innerhalb der Fehlergrenzen der Beobachtung, sich nicht von jenen unterscheiden, welche man auf Grund der einfachen Wahrscheinlichkeitsrechnung erwarten würde. ... Derartige Größenunterschiede finden sich auch unter den verschiedenen Tröpfchen einer Emulsion oder unter Kristallen, die sich gleichzeitig und unter identischen Bedingungen bilden; auch diese Unterschiede folgen genau den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung“. Della Valle's eigene Untersuchungen, die ihn zu diesem kühnen Satz ermutigen, finden wir in seiner großen Arbeit (1912) p. 126 ff. Er studierte die Mitosen im Peritoneum von *Sala-*

mandra bei einer Vergrößerung von 2700 und gibt auch eine Anzahl von Chromosomengrößen-Tabellen mit σ , M und Variationskoeffizient. Er hat diese Berechnungen im ganzen an 7 Mitosen durchgeführt.

Demgegenüber möchte ich sagen, daß *Salamandra* dann eben kein so günstiges Objekt ist als z. B. *Yucca*, *Hosta* oder *Crepis*. Della Valle hätte eine Species nehmen müssen, deren Chromosomen sich in den Größen soweit unterschieden, daß sie sich nicht in eine Variationskurve einordnen lassen. Della Valle gibt wenigstens (p. 258) zu, daß solche Arten vorhanden sind, meint aber: „Per quei pochissimi casi in cui realmente sembra che esista un forte intervallo di grandezza fra alcuni cromosomi e gli altri, il fenomeno rientra nell'esistenza di differenza di qualità“. Della Valle brauchte diesen, wie auch ich glaube, richtigen Gedankengang nur weiter auszuspinnen und überall die Qualitätsdifferenzen zu statuieren, für die in manchen Fällen so starke Argumente sprechen und er hätte gerade die Lehre bewiesen, die er so bekämpft.

Della Valle geht nun dazu über, vom Boden seiner Theorie aus, daß die Chromosomen Kristallen entsprächen, die kristallinische Natur dieser „Kernsegmente“ zu erörtern. Er bemüht sich besonders die äußere Ähnlichkeit mit den in den gleichen Pflanzen vorkommenden Eiweißkristallen nachzuweisen. Gemeinsam wären diesen und den Chromosomen die folgenden drei Dinge (1912, p. 168 ff.): 1. Beide hätten nach den 3 Richtungen des Raumes nicht die gleiche Struktur, d. h. den gleichen Aufbau des „kolloidalen Mediums“. 2. Alle Chromosomen einer Mitose seien qualitativ gleichwertig. 3. Die Kristalle und die Chromosomen hätten nicht allein anisotrope, sondern auch homogene Struktur. Der erste Punkt dürfte noch manches andere als die zum Vergleich stehenden Dinge vereinen, über den zweiten sprachen wir eben und wir zeigten, daß eigentlich ihn auch della Valle ablehnen müßte. So bleibt der dritte und „schwerwiegendste“. Eine Homogenität bei den Chromosomen anzunehmen, nur weil man die Substanzen noch nicht auf anhomogene zurückführen kann und weil wir mit unseren groben Mitteln häufig etwas Einheitliches sehen, erscheint mir aber — höflich gesprochen — ganz außerordentlich naiv. Mich erinnert diese Beweisführung della Valle's sehr an die Konklusionen jener Autoren, welche durch die „Bindeglieder“ der flüssigen Kristalle oder ähnlicher Dinge fast schon den Übergang von der belebten zur unbelebten Natur gefunden zu haben glauben. Den Chromosomen aber „Unbelebtheit“ wie den Reservestoff-Eiweißkristallen zuzuschreiben, erscheint weder im Lichte der neueren Cytologie noch auch in dem der exakten Erbforschung irgendwie glaubhaft.

Wenn die Polemik gegen della Valle hier einen ziemlich breiten Raum eingenommen hat und es scheinen könnte, ich stände

auch der Gedankenrichtung della Valle's ganz abgesehen von den Resultaten sehr ablehnend gegenüber, so möchte ich doch zum Schluß noch besonders betonen, daß ich in della Valle den Pionier einer neuen Betrachtungsweise der Zellbestandteile schätze. Ich möchte ganz den Worten Frl. Erdmann's (1912, p. 566) zustimmen, die zum Ausdruck bringt, della Valle's Ansichten „stehen auf dem Scheidewege, indem sie die alten morphologischen erworbenen Kenntnisse mit vielleicht noch nicht ganz vollkommen richtigen Analogien aus der Chemie und der Physik verbinden. . . . Sie sind Vorläufer eines jetzt noch fehlenden, chemischen und physikalischen Verständnisses der Zelle und ihrer Inhaltsprodukte“. Pioniere gehen oft radikal vor und sind leicht geneigt, die im guten Sinne „konservativen Elemente“ in der Forschung über Bord zu werfen. Desto mehr erschien es meine Aufgabe, der ich im „zellmorphologischen Lager“ stehe, die Übertreibungen und unrichtigen Verallgemeinerungen della Valle's zurückzuweisen.

III. Chromosomenindividualität.

In diesem Schlußabschnitt haben wir noch kurz auf die anderen Stützen hinzuweisen, welche neben Konstanz der Chromosomenzahl und charakteristischer Form des Einzelchromosoms herangezogen worden sind, um die „Individualitätslehre“ zu stützen. Die historischen Daten dieser schon jetzt so fruchtbar gewordenen Theorie, daß den Chromosomen auch über die Zeit hinaus, in der sie mit unseren Hilfsmitteln „sichtbar“ sind, eine Persistenz zukommt, sind gerade in den letzten Jahren so oft zusammengetragen worden, daß ich sie hier nicht wiederholen will. Man vergleiche z. B. Haecker's mustergültiges Sammelreferat (1907, p. 10—37), sowie Grégoire (1907), Arens (1907), Godlewski (1909, p. 154 ff.), Němec (1910 a, p. 369 ff.) u. a. Die zentrale Stellung, die namentlich Boveri's Arbeiten auf zoologischem Gebiet, Strasburger's auf botanischem erlangt haben, sind hier mit Nachdruck zum Ausdruck gebracht.

Längere Zeit bestand die Hauptschwierigkeit der Individualitätslehre darin, daß es sich bei der „Begrenzung“ der Einzelchromosomen im Ruhekern um reine Konstruktionen zu handeln schien. Fick konnte (1905, p. 201) sein berühmt gewordenes Schlagwort der „Perlenkette ohne Perlen“ sprechen, womit er in unserem Falle das „Chromosom ohne Chromatin“ verglich. Aber das scheinbar Absurde ist, wie wir jetzt wohl einwandfrei wissen, doch zur Wahrheit geworden. Der Fehler, in den auch früher namentlich unser Altmeister Strasburger verfallen war, den er aber gegen Ende seines Lebens immer

mehr als solchen erkannte, war der, daß man zu sehr Gewicht auf die „färberischen“ Bestandteile gelegt hatte. Von zellmorphologischer Seite waren es vor allem Grégoire, der betonte, ein realer Unterschied zwischen den als „Chromatin“ und „Linin“ bezeichneten Substanzen existiere nicht. Es handele sich vielmehr nur um physikalische Zustandsänderungen einer einheitlichen Substanz. Den letzten Schritt tat dann Lundegårdh (siehe dessen Zusammenfassung 1913a), der auch den einheitlichen Namen des Karyotins für beide Dinge einführte.

Bereits Haecker (siehe 1907, p. 24—29) hatte in seiner „Achromatinerhaltungshypothese“ den Blick der Beobachter auf das nicht tingierbare Substrat gelenkt, und, wie wir hier auf p. 27 lesen, hatte Boveri bereits mehrere Jahre früher (1901) ganz Ähnliches ausgesprochen. Er war aber mit seinen Ansichten bei der Mehrzahl der Cytologen noch nicht durchgedrungen. Der Umschwung in der „communis opinio“ setzte eigentlich erst in allerletzter Zeit bei einem vergleichenden Studium der „Struktur der Ruhekerne“ ein (vgl. Lundegårdh 1913a u. b). Ich entnehme aus Lundegårdh's letztgenannter Publikation folgende Zusammenstellung (p. 4) der verschiedenen Typen:

1. Kerne mit feinmaschigem Gerüstwerk ohne Karyosomen (ziemlich verbreitet, so bei niederen Organismen die Diatomeen nach Lauterborn. Beispiele für höhere Pflanzen: *Allium*, *Fritillaria*, *Lilium*, *Trollius* usw.).
2. Kerne mit gröber gebautem Gerüst (ein gutes Beispiel für tierische Objekte z. B. *Salamandra*).
3. Kerne mit wechselnder oder gemischter Struktur (das klassische zoologische Beispiel haben wir in den Kernen der Spinndrüsen der Raupen).
4. Kerne mit Gerüst und einer wechselnden Anzahl Karyosomen (*Vicia*-Typus).
5. Kerne ohne Gerüst, nur mit Karyosomen (als zoologisches Beispiel Darmepithelkerne von Triton).
6. Kerne mit einer konstanten Karyosomenzahl, die mit der Chromosomenzahl übereinstimmt (*Cucurbita* und die zahlreichen von Rosenberg (1904b) und Laibach (1907) untersuchten Beispiele).
7. Kerne mit ganz spezieller Struktur (z. B. Kerne der *Chironomus*-Larve usw., wo das Karyotin in Form eines Spiremfadens auftritt. Kerne in pflanzlichen Drüsen, wie die durch Rosenberg (1899) so bekannten Kerne der *Drosera*-Tentakeln).

Gerade der eben unter Nr. 6 aufgeführte Typus, den Rosenberg (1904b) bei *Capsella bursa pastoris* entdeckte, ist in bezug auf die Lehre

von der Persistenz der Chromosomen der interessanteste. War hier doch zum erstenmal der Fall realisiert, wo eine Art von „Einheit“ auch färberisch erhalten blieb. Der Zusammenhang dieser „Prochromosomen“, dieser „Chromatinzentren“ oder wie Lundegårdh sagt „Karyosomen“¹⁾ mit den „echten“, bei der Mitose sich offenbarenden Chromosomen wurde durch detaillierte Arbeit dann für diploide und haploide Kerne näher verfolgt. War aber erst einmal im Reiche der Organismen eine wirklich direkt beweisbare, nicht nur durch Indizien faßbare Persistenz nachgewiesen, so folgte nun weit leichter auch ein Inbezugsetzen zu den Fällen, in denen typische Prochromosomen fehlten, besonders nachdem der Glaube an die Sonderstellung der „chromatischen“ Elemente geschwunden war.

So verstummen denn nun allmählich die Skeptiker. Selbst Fick, der (1905 u. 1907) so sicher geglaubt hatte, die Individualitätslehre zu stürzen, reicht (1909) die „Versöhnungshand“. Er konnte dies ja um so mehr, als seine Kritik mit dazu beigetragen hatte, das „Chromatin“ seiner Sonderstellung zu entkleiden.

In diesem Zusammenhange sind auch von großem Interesse jene Chromosomen, die sich zu kleinen Sonderkernen ausbilden, um dann in der nächsten Mitose wieder jene „Ausfällung chromatischer Substanzen“ zu zeigen, die wir bei der Chromosomenbildung beobachten. Gerade die Mitosen mit gestörter Chromosomenverteilung liefern uns viele schöne Beispiele. Die Bastardcytologie, aber diese nicht allein²⁾, ist ja auch oft genug in den letzten Jahren hier herangezogen worden. Für andere Fälle, in denen die „Karyomeren“, wie diese aus Sonderchromosomen entstandenen Teilkerne heißen, besonders auffällig sind, verweise ich auf die Zusammenfassungen bei Némec (1910 a, p. 62 u. 174 ff.) und Schürhoff (1913); vgl. auch dazu Lundegårdh (1912, p. 452). Was aber hier mehr oder weniger „abnorm“ erscheint, ist für gewisse Stadien eines Tieres noch die Regel, nämlich für die Milbe *Pediculopsis graminum* (Reuter 1909). Während der Anfangsstadien der Eifurchung bilden sich hier keine

¹⁾ Dieser Ausdruck ist eigentlich schon vergeben. Bekanntlich sprechen die Protistenforscher von Karyosomkernen, wenn sie Nuclei charakterisieren wollen, deren färberische Substanzen zur Zeit der Ruhe zum großen Teil im „Nucleolus“ lokalisiert sind. Auch besitzen diese Nucleolen dann eine sehr eigenartige Teilung.

²⁾ Wir haben (1908, 1910) selbst wiederholt darauf aufmerksam gemacht, möchten aber hier noch an ein älteres von uns bisher in diesem Zusammenhang nicht erwähntes sehr instruktives Beispiel erinnern. Williams (1904, p. 202) sah nämlich, daß, wenn ein Ei von *Dictyota* gegen die Regel nicht befruchtet wird, ein Ansatz zu Parthenogenese möglich ist. Die Karyokinese der ersten „Furchungsspindel“ wird dann ganz abnorm „and a cluster of nuclei is formed each containing sometimes one, sometimes several chromosomes. These separate into two or more groups“ (vgl. pl. XIII, Fig. 33 und pl. XIV, Fig. 34–36 sowie die „Nester von Kernen“ pl. XIV, Fig. 37–42).

einheitlichen Nuclei, sondern jedesmal so viele Karyomeren, als Chromosomen vorhanden sind. Und diese Karyomeren sind dabei weitgehend achromatisch.

Man hat längere Zeit auch die Stellung der Chromosomen innerhalb des Kernes dafür verwenden wollen, um die Individualitätslehre zu stützen. Namentlich hatte Boveri (1888) dies für die Furchung der Eier von *Ascaris megalocephala* zu beweisen gesucht. Gerade die letzte Zeit brachte aber Hinweise darauf, daß eine unveränderte Position der Chromosomen von einer Mitose zur folgenden doch wohl nur einen Specialfall darstellt. Und Němec, der (1910 a, p. 257—260) all dieses sorgfältig diskutiert, schließt seine Besprechung denn auch mit den Worten, daß „für Kerne, welche eine längere Ruheperiode durchmachen, eine Lageveränderung der Chromosomenbezirke“ anzunehmen ist. „Die Polarität, oder allgemein gesagt, die Anordnung, welche sie bei der letzten Telophase eingenommen hatten, ist durch Lage- und Formveränderungen der Chromosomenbezirke verloren gegangen“.

Gleichfalls einen Specialfall, der nur unter besonderen Bedingungen realisiert ist, bildet wohl auch das Zusammentreten zweier Chromosomen zu Paaren. Strasburger (1905 b) hatte diese Erscheinung zuerst bei *Galtonia* und *Hosta* beobachtet, also bei 2 Pflanzen, die, wie wir hörten, Chromosomen ungleicher Länge in jedem Kerne haben. Immer nur fanden sich die gleichlangen, resp. „homolog“ genannten, dabei zusammen. Der Ausdruck „homolog“ rührt davon her, daß nach einer weit verbreiteten Hypothese, die zuerst 1901 von Montgomery ausgesprochen wurde, das eine dieser Chromosomen aus dem ♂-, das andere aus dem ♀-Gametenkern her stammt. Strasburger ist noch öfter in seinen letzten Lebensjahren auf diese Erscheinung zurückgekommen, und er bemüht sich, ihre allgemeinere Verbreitung zu zeigen (z. B. 1907 b, 1911). Desgleichen ist auch Strasburger's Schüler Cl. Müller (1910, 1912) nach sehr ausgedehnten eigenen Beobachtungen für die Realität einer solchen Chromosomenpaarung eingetreten (vgl. auch die hier aufgeführte sonstige Literatur 1912, p. 33 ff.). Trotzdem ist wohl keine Notwendigkeit vorhanden, daß nun immer diese Lagerung sich zeigt. Bonnet (1912 a) bestreitet für *Yucca* direkt, daß mehr als Zufallserscheinungen vorlägen und auch Lundegårdh (1912, p. 438—442) schließt sich dieser Skepsis an. Strasburger glaubte, daß eine Art „Anziehung“ infolge einer chemischen Affinität eintreten müsse, einer Affinität, die immer durch das Herstellen eines „Paares“ ihre Sättigung erfahren habe. So hat er sich auch vergebens bemüht, in den triploiden Endospermkernen Gruppen von je 3 Chromosomen zu sehen, was doch hätte gefordert werden müssen, wenn immer alle homologen sich zusammenfänden. Nun hat aber Němec (1910 a, p. 118) bei *Ranunculus Ficaria* im

Endosperm nebeneinander Gruppen von 2 und, allerdings seltener, auch solche von 3 gesehen und Marchal (1912) bei seinen aposporen *Amblystegium serpens*-Rassen selbst solche zu je 4 Chromosomen. Gerade dieses Moos verglichen mit *Amblystegium riparium* zeigt, daß offenbar doch etwas Bedeutungsvolles an den Stellungenverhältnissen der Chromosomen daran sein muß. Aus unserer oben aufgestellten Liste der Chromosomenzahlen können wir ersehen, daß *Amblystegium serpens* 12, *A. serpens bivalens* 24, *A. riparium* gleichfalls 24 Chromosomen besitzt. Nach den Zeichnungen lassen die Chromosomen der beiden Species keine deutlichen Größenunterschiede erkennen. Aber die Gruppierung ist bei beiden eine andere. Bei *Amblystegium riparium* ist in der Diakinese die gewohnte Anordnung von je 2 Chromosomen, bei *A. serpens bivalens* aber bei einer großen Zahl von je 4 (nicht bei allen!). Über die Deutungen einer solchen Anordnung zu vieren zu sprechen, ist vielleicht noch zu früh, besonders weil sie ja nicht für alle Chromosomen eines Kernes gilt. Aber wir können *Amblystegium* offenbar als ein gutes Beispiel für den Wert auch rein vergleichender Chromosomenforschungen betrachten, über den wir oben sprachen. Zum mindesten erwachsen neue Fragen und Problemstellungen größerer theoretischer Tragweite daraus.

Die Anordnung der Chromosomen zu Paaren, die in den somatischen Kernen vorläufig nur ein Specialfall einer offenbar weitergehenden Gesetzmäßigkeit ist, gilt nun fast ausnahmslos für die Prophasen der heterotypen Mitose. Wir wollten ja in dieser Abhandlung nicht alle jene Streitigkeiten über den Verlauf der Reduktionsteilung wiederholen und nahmen auf Grégoires (1905, 1910) Zusammenfassungen Bezug. Danach ist uns die Parasyndese so überaus wahrscheinlich, daß wir die entgegenstehenden Daten über Metasyndese, wie sie ziemlich unentwegt die meisten englischen Forscher vertreten, mit Grégoire „umdeuten“ möchten. Ich meine aber, daß auch Forscher, die sich frei von jedem „Schuleinfluß“ fühlen, zugeben werden, daß sich die Wage immer mehr zugunsten eines Sieges der Parasyndese senkt. Denn es sind wenigstens einige Fälle von Parasyndese sicher nachgewiesen, was für die gegnerische Lehre wohl noch nicht zutrifft. Ich erinnere hier nur an Tröndle's (1911) Fund, daß innerhalb der Gattung *Spirogyra* „Zwischenstufen“ zwischen einer völligen Chromosomentrennung und dem Verhalten der höheren Pflanzen liegen. Bei *Spirogyra calospora* und *longata* treten nämlich die Chromosomen in der heterotypen Teilung noch in Diploidzahl auf und erst die folgende Mitose hat die Haploidzahl. Bei *Spirogyra neglecta*, aber ist schon in ersterer Teilung ein paarweises Beieinanderliegen zweier homologer Chromosomen zu sehen, doch sind die Grenzen noch scharf getrennt. Endlich bei den höheren Pflanzen sind, zum mindesten in gewissen Stadien der Prophasen, die Chromosomen anscheinend als „Einheiten“

in haploider Zahl vorhanden. Die Anlagerung der Chromosomen bei *Spirogyra neglecta* erfolgt aber Seite an Seite, wie es die Parasyndese erfordert. Wichtiger noch sind die Ausführungen Lundegårdh's (1914b). Dieser zeigte neuerdings an *Trollius europaeus*, daß schon vor der Synapsis im Prinzip die Chromosomenreduktion durch einen Paarungsvorgang vollzogen ist und daß die Anhänger der Metasyndese ihre Paarung an ganz falscher Stelle beschreiben. Lundegårdh wies durch exakte Zählung nach, daß die Zahl der „Fäden“ im Leptonema-Stadium bereits die reduzierte ist, demnach Doppelbildungen darstellen. Wenn meistens erst später die Doppelnatur des „Spirems“ klarer zutage tritt, so ist wohl nur die deutlichere Färbbarkeit und die „Verdickung“ der Fäden, die mit entsprechender Verkürzung verbunden ist, schuld daran.

Also, die paarige Anordnung in der heterotypen Prophase, und zwar wie sie sein müßte, wenn Strasburger's (1905) ausgesprochener Satz von paariger Anordnung in den somatischen Kernen allgemeine Gültigkeit hätte, ist danach wohl erwiesen. Und die Frage würde nun für uns lauten: Bleiben die Chromosomen hier während der ganzen Reduktionsteilung völlig voneinander isoliert oder fusionieren sie vorübergehend zu einer Einheit. Auch letzteres würde ja ebensowenig gegen die Individualität der Chromosomen sprechen, wie es gegen die Individualität einer Gamete spricht, daß sie mit einer anderen zusammen eine Zygote bilden kann.

Mir scheint zurzeit ein zwingender Beweis weder in der einen noch in der anderen Richtung erbracht. Némec (1910a, p. 17) hält die Hypothese einer gegenseitigen Beeinflussung der Chromosomen in den heterotypen Prophasen für „keineswegs verlockend“, Harper (1912, p. 914) dagegen erwärmt sich sehr für sie. Beide Autoren ziehen ihre theoretischen Folgerungen, und diese müssen mit Notwendigkeit zu den in der experimentellen Erblichkeitsforschung der letzten Jahre oft gebrauchten Kampfrufen: „Gametenreinheit“ — und „Gametenunreinheit“ führen. Da nun ein absolut gesicherter Fall von letzterer noch nicht erwiesen ist (siehe z. B. Baur 1914, p. 93), so würde daraus die Richtigkeit der völligen gegenseitigen Unberührtheit der Chromosomen folgen¹⁾. Aber wie gesagt, positive Daten fehlen. Ich persönlich neige, wie ich auch (Tischler 1910) näher ausführte, trotz allem nach dem Studium des morphologischen Bildes mehr zur zeitweisen Verschmelzung und Beeinflussung, wenn ich auch nicht anzugeben vermag, wie diese vor sich gehen sollte.

Gerade die allotypen Teilungen mit ihrer so eigenartigen „Zahlenreduktion“ der Chromosomen sind nun bekanntlich zum Ausgangs-

¹⁾ Für die Ansichten betr. Gametenunreinheit, wie sie vor allem Morgan vertritt, vgl. besonders Frl. Erdmann (1912, p. 561—563).

punkt für die Verknüpfung der Cytologie mit der „Mendelforschung“ geworden. Wir haben diese Beziehung in dem „Ausblick“ über Gameten-„Reinheit“ — oder -„Unreinheit“ ja schon eben vorweggenommen. Und Baur (1914, p. 284) drückt sich direkt so aus: „Wenn man sich rein theoretisch irgendeine Vorstellung machen wollte von den cytologischen Grundlagen der Spaltungsgesetze, so müßte man immer einen ähnlichen Prozeß ausdenken, wie wir ihn an den Chromosomen der Kerne bei der Reduktionsteilung tatsächlich beobachten.... Daß wir bei der cytologischen Untersuchung in dem Zellkern und speziell in den Chromosomen nun gerade Gebilde finden, die in ihrem ganzen Verhalten dieser theoretischen Postulation entsprechen, das macht es sehr wahrscheinlich, daß in diesen Organen die idioplasmatischen Grundunterschiede liegen“. Mit absoluter Sicherheit wissen wir durch Strasburger's (1909a) Forschungen, daß bei *Sphaerocarpos*, einem Lebermoose, die geschlechtliche Sonderung in den meiotischen Teilungen erfolgt und 2 ♂, 2 ♀ Individuen hervorgehen. Und als Gegenstück dazu lehren uns die Experimente Él. und Ém. Marchal's (1909) kennen, daß bei künstlich unterdrückter Reduktionsteilung an diöcischen Laubmoosen die Sonderung in geschlechtlich differenzierte Gametophyten ausbleibt und hermaphrodite resultieren, die sich in der freien Natur nicht finden (vgl. dazu auch die Ausführungen von Strasburger (1908b, p. 552 ff.; hier auch die Anführung der älteren Arbeiten von Marchal 1906 u. 1907). Nur glaubte Strasburger noch, daß die Geschlechtsvererbung nicht auf mendelnde Faktoren zurückgeführt werden könne. Wir sind aber jetzt wohl allgemein der entgegengesetzten Überzeugung (Correns 1913, Goldschmidt 1913b).

Hieran können wir nun die weiteren Erfahrungen der exakten Erblichkeitsforschung schließen, wonach die einzigen bekannten „Merkmale“, die nicht mendeln, auch nicht durch den Kern resp. die Chromosomen übertragen werden. Correns (1909) zeigte zuerst, daß die „*Albomaculata*“-Sippen von *Mirabilis* ihre „Weißbuntkrankheit“ nur durch die Mutterpflanze vererben. Auch spaltet das „Merkmal“ in den Keimzellen des Kindes nie auf. Correns hat es weiter nahezu zur Gewißheit erhoben, daß die *Albomaculata*-„Krankheit“ ihren „Sitz“ im Plasma hat. Und die von den übrigen so abweichenden Vererbungserscheinungen erklären sich leicht, wenn wir daran denken, daß im Befruchtungsakt — zum mindesten bei den Blütenpflanzen — nicht ♂ Plasma in die Eizelle übertragen zu werden braucht. Baur (s. zusammenfassend 1914, p. 179) weist darauf hin, daß bei *Antirrhinum* „und bei sehr vielen anderen Pflanzen“ ganz analoge Fälle bekannt geworden sind.

Ein zweiter Fall von Vererbung, die nichts mit dem Kern resp. den Chromosomen zu tun hat, wurde von Baur für gewisse weiß-

blättrige *Pelargonium*-Sippen aufgefunden. Hier wird die „Eigenschaft“ offenbar durch die Plastiden übertragen, und bei der allmählichen Differenzierung der F_1 -Pflanze findet ein „vegetatives Aufspalten“ statt (vgl. Baur 1914, p. 179—184). Die theoretische, von Baur entwickelte Vorstellung, wo dann hier der „Sitz“ des „neuen Merkmals“ ist, muß damit rechnen, daß bei der Befruchtung außer dem ♂ Kern auch ♂ Plastiden übertragen werden können. Das ist bisher aber mit Sicherheit noch nicht erwiesen¹⁾.

Man könnte bisher nur „per exclusionem“ schließen, daß die übrigen näher untersuchten Fälle von Vererbung durch den Kern resp. die Chromosomen bedingt sind. Aber wir haben auch noch direktere Beweise dafür, die an zoologischen Objekten gewonnen wurden. Es handelt sich um die allgemein bekannten Experimente von Boveri (Zusammenfassung 1914a), Baltzer (1910), Herbst (1914, vgl. aber hier die vorsichtige Formulierung der Ergebnisse auf p. 644—646). Sie haben das Gemeinsame, daß bei einer Bastardbefruchtung entweder der Kern des einen Elters von vornherein ganz ausgeschaltet ist, oder während der Entwicklung durch die in dem jungen Embryo sich kundtuenden zellmechanischen Gesetzmäßigkeiten die Chromosomen des einen Elters allmählich ganz oder zum größten Teil aus den „Furchungsspindeln“ herausgestoßen werden. So bleiben die des anderen allein oder in Überzahl gegenüber den anderen zurück und die Vererbungsrichtung ist entweder rein einelterlich geworden oder nach einem Elter hin verschoben.

Von sehr großer theoretischer Bedeutung ist dann die Fragestellung geworden, ob die Chromosomen alle unter sich gleich oder qualitativ verschieden sind²⁾. Die konstanten Formverschiedenheiten, die wir oben kennen lernten, sprechen bereits stark für „physiologische Ungleichheit“, ja nach Lundegårdh (1912, p. 431, 1913a, p. 313, 1913b, p. 35, 1914b, p. 150) ist diese allgemein das Primäre, was überhaupt erst eine bestimmte konstante Zahl von Chromosomen bedingt. Experimentell hat zuerst Boveri (1902, 1907, vgl. auch die Zusammenfassungen bei Haecker 1907, p. 57—61 u. Godlewski 1909, p. 208—226) durch mehrfache Befruchtung die qualitativen Differenzen nachgewiesen. Er erreichte damit, daß nicht alle Zellen die volle Chromosomenzahl erhielten und im übrigen die Chromosomen in wechselnder Kombination zusammentraten. Das Schicksal der Zellen resp. der daraus erzeugten Sonderindividuen war dabei ungemein

¹⁾ Die neueste Darstellung über den Anteil auch des Plasmas an der Vererbung überhaupt siehe bei Godlewski (1914, p. 992ff.).

²⁾ Für qualitative Gleichheit der Chromosomen, insbesondere bei der Geschlechtsdetermination, tritt z. B. Morgan ein (siehe die Zusammenfassung bei Godlewski 1914, p. 562). Dieser Autor glaubt hier durch quantitative Verschiedenheiten eine zureichende Erklärung anzubahnen.

verschieden. Und da Verschiedenheiten in der Plasmaverteilung nicht nachweisbar waren, konnte eigentlich nur die ungleiche Chromosomenverteilung die Ursache der schließlichen Unterschiede sein. Einen weiteren „physiologischen“ Beweis für die Ungleichheit der einzelnen Chromosomen lieferte Baltzer (1910, p. 604), welcher nachwies, daß bei bestimmten Echinidenkreuzungen immer nur einige ♂ Chromosomen aus der Furchungsspindel eliminiert wurden, andere dagegen nicht. Diese zwei „Gruppen“ von Chromosomen müssen irgendwie qualitativ unter sich differieren, sonst wäre dieser konstante Unterschied im Verhalten bei den Mitosen unverständlich. Endlich erwähne ich die Befunde von Kupelwieser (1912, p. 378 ff.), der es wahrscheinlich machte, daß durch Chromosomenverschleppungen, wie sie infolge Befruchtung mit „stammfremden Spermien“ in der Furchungsspindel zustande kommen, „alle möglichen Abstufungen von ganz pathologischen und partiell defekten zu ganz normalen Keimen“ resultieren.

Die Boveri'schen Untersuchungen und die geistreichen Folgerungen des Würzburger Zoologen werfen nun auch ein volles Licht auf ganz andere Erscheinungen, ich meine auf die Frage, wieso bei Kreuzung zweier verschiedener Species oder Rassen das Kind ganz oder teilweise steril sein kann. Wir haben gezeigt (vgl. 1906 a u. b, 1907, 1908, hier auch die Literaturbesprechung), daß die Frage der Bastardsterilität nicht einfach auf eine Frage mangelnder Chromosomenaffinität zurückgeführt werden kann, und suchten wahrscheinlich zu machen, daß die ganze Entwicklungsrichtung, welche der Gamete „mitgegeben“ ist, schuld daran ist, daß ein normales Zelleben nicht mehr so möglich ist wie bei anderen Gameten. Hier aber war unerklärt, warum denn die vegetativen Zellen so völlig gesund blieben, und Godlewski (1914, p. 528) sagt noch, daß ein Grund für die verschiedene Beeinflussung des Somas und der Geschlechtszellen „aus den bisherigen Forschungen gar nicht ersichtlich“ sei. Ich möchte jetzt sagen, es ist das deshalb der Fall, weil die vegetativen Kerne noch beide Chromosomensätze, vom Vater wie von der Mutter, die Geschlechtskerne dagegen nur einen Chromosomensatz haben. Erst durch die Reduktionsteilung wird die Hälfte der Chromosomen ausgeschaltet. Und nun wird, je nach dem Zufall, eine größere oder geringere Zahl von Gameten resultieren, die überhaupt noch bei der veränderten Chromosomenkombination eine Entwicklungsmöglichkeit in sich tragen.

Ist der volle Satz eines Elters nötig, so wird dies kaum je realisiert sein: der Bastard ist total steril; und wenn einige Chromosomen des einen Elters durch die des anderen ersetzt werden können, wird in wechselndem Maße Fertilität zustande kommen. Wohlgemerkt, der Mechanismus, der sich während der allotypen Mitosen abspielt, kann noch ganz normal funktionieren. Die Folgen der ungünstigen

Chromosomenverteilung zeigen sich erst später. Und das stimmt mit vielen der von mir gesehenen Fälle überein. Wo daneben auch schon der Verlauf der Mitose gestört war, da haben wir es mit einer Erscheinung von nicht prinzipieller Bedeutung zu tun — denn sie kommt auch anderswo vor. Ja gerade diese zuerst in die Augen fallenden Unregelmäßigkeiten lenken den Blick von dem prinzipiell Wichtigen, das für alle Sterilität gültig sein muß, weg¹⁾. Jesenko (1913) hat anlässlich seiner Resultate bei *Triticum* × *Secale* Bastarden ähnliche Gedankengänge ausgeführt. Er kam darauf namentlich, als er seine Hybriden in F_1 mit einem der Eltern rückkreuzte. Die aus dieser Kreuzung hervorgehenden Nachkommen zeigten in Aussehen und Fertilität untereinander große Differenzen. Und Jesenko meint, daß das von den Mischungsverhältnissen abhing, welche die Chromosomen in den Gameten der F_1 und damit auch in den Zygoten aufwiesen. Dagegen berührt Jesenko die Frage nicht, warum nun F_1 des Bastards selbst noch so kräftig sein kann. Wir würden sagen, weil die beiden Chromosomensätze von *Secale* und *Triticum* sich gegenseitig nicht stören, sondern, wenn sie beide in voller Zahl vorhanden sind, in den wesentlichen äußeren Merkmalen eine Art Mittelstellung zwischen den Eltern hervorrufen.

Ist bei diesem Falle die Sterilität aller Wahrscheinlichkeit nach an einen nicht untereinander „harmonischen“ Chromosomensatz geknüpft, ähnlich wie wir das für Boveri's sich nicht weiter entwickelnde aus dispermer Befruchtung hervorgegangene Teilembryonen annehmen müssen, so kennen wir doch auch Fälle, in denen die Sterilität wahrscheinlich immer von dem Vorhandensein eines oder einiger Chromosomen abhängt. Ich meine jene Fälle, in denen die Sterilität „mendelt“. Bereits in meiner früheren Arbeit (Tischler 1908, p. 128) habe ich darauf hingewiesen, daß z. B. für *Lathyrus* und *Hordeum* Beobachtungen in dieser Richtung vorliegen; den Fall von *Lathyrus* hat Gregory (1905) ja zudem auch cytologisch untersucht. Die Unregelmäßigkeiten, die bei den Reduktionsteilungen auftraten, bewiesen nur die allgemeinen Störungen des Zellgleichgewichts.

¹⁾ Es ist dabei selbstverständlich, daß wenn durch diese Unregelmäßigkeiten in die Tochterkerne zu wenig Chromosomen kommen, schon dadurch Störungen, wie bei Boveri, Kupelwieser usw., mit Notwendigkeit gesetzt sein können, da wir annehmen dürfen, daß ein voller haploider Chromosomensatz für harmonische Kern- und Zellentwicklung nötig ist. — In diesem Zusammenhange wird auch die Frage interessant, ob bei Organismen, die mit Ausnahme der Zygote ihren ganzen Entwicklungszyklus haploid zurücklegen, wie viele Algen und Pilze, das Vorhandensein eines ganzen Haploidsatzes von Chromosomen unumgänglich notwendig ist. Erinnern wir uns nur daran, daß bei den anscheinend sehr genauen Chromosomenzählungen, die van Wisselingh (1898) bei *Spirogyra* vornahm, mehrmals nicht die Haploidzahl erreicht war. Trotzdem erfahren wir nichts von einem damit verbundenen pathologischen Verhalten der betreffenden Zellen.

Jüngst hat Belling (1914) Untersuchungen über die Vererbung von „Semisterilität“ bei der Leguminose *Stizolobium Deeringianum* (= Velvet bean), *St. niveum* (= Lyon bean), *St. niveum* var.? (= China bean) und *St. hassjoo* (= Yokohama bean) angestellt. Die Elterpflanzen hatten bei Selbstbestäubung in F_1 zu 100 Proz. guten Pollen und meist gute Samenanlagen. Bei Kreuzungen untereinander aber hatten die F_1 -Individuen nur 50 Proz. normalen Pollen und normale Embryosäcke, während 50 Proz. abortierten. In der F_2 -Generation hatten nun die Hälfte aller Individuen lauter gesunde Pollenkörner und Embryosäcke, während die andere Hälfte wieder nur zu 50 Proz. guten Pollen und 50 Proz. gute Embryosäcke besaß. In F_3 blieben die normal sexuellen Individuen von F_2 weiter normal, d. h. sie hatten sämtlich gute Geschlechtszellen, während die übrigen zur Hälfte gesunde und zur Hälfte Individuen hervorgehen ließen, die nur zu 50 Proz. normale Geschlechtszellen entwickelten.

Belling legt sich die Faktorenanalyse in folgender Weise zu-recht (p. 340—341): „If K is a genetic factor present in the Velvet „bean“, but not in the other three parent plants, where it is replaced by the similar factor L; and the presence of either K or L, but not both, is essential for the development of microspores into perfect pollen-grains, and of functional megaspores into perfect embryo-sacs; then the F_1 -hybrid zygotes will have Kk Ll. Their microspores and their megaspores will be of four equal classes with regard to these factors, namely KL, Kl, kL and kl. The microspores and megaspores with Kl or with kL are respectively similar in this regard to those of the original parent plants of the cross; and will, ceteris paribus, develop into normal pollen-grains and embryo-sacs. The microspores or functional megaspores with KL or kl will abort . . . The sperm gametes of the F_1 plants will then be Kl and kL, and the egg gametes also Kl and kL. The F_2 zygotes will be (I follow Castle's and Stackelberg's notation), $K_2l_2 + k_2L_2 + 2Kk Ll$. The homozygotes have returned to the parents of the cross, and are henceforward constant. The heterozygotes resemble in these genetic factors the F_1 plants, and are semi-sterile.“ Die Semisterilität wäre also mit Heterozygotie in 2 Faktoren verknüpft.

Wenn wir uns diese „Faktoren“ nun in bestimmte Chromosomen verlegt denken, so haben wir die Beziehung mit Boveri's Experimenten wieder hergestellt. Die Kerne, in denen K und L oder k und l zusammentreffen, würden sich nicht mehr weiterentwickeln, wenn die „entsprechenden“ Chromosomen nicht harmonieren. Morphologisch brauchen letztere in keiner Weise etwas davon zu erkennen zu geben. Das gleiche sah jüngst wieder White (1913), als er tordierte *Nicotiana*-Pflanzen studierte, die sich in einem Gen von der Hauptrasse unterschieden. Er hoffte, daß unter den 24 haploiden Chromosomen ein

Chromosom gegen die anderen „verändert“ erscheinen würde. Seine Hoffnungen schlugen indes völlig fehl. Auch für die zahlreichen Fälle von Pollendegeneration fand sich kein Zusammenhang mit einer in bestimmter Richtung veränderten Kernmasse. Also wieder ein Beispiel, das uns zur Vorsicht mahnt, irregulär verlaufenden Mitosen besondere Bedeutung beizulegen.

Ähnliche Erscheinungen, wie sie Belling ausführlich studierte, treten auch sonst auf. So hatte schon 1909 Geerts darauf aufmerksam gemacht, daß bei den untersuchten *Oenotheren* die Hälfte aller Sexualzellen normal degeneriert. Und man sollte meinen, wenn dabei noch Geschlechtsbegrenzung in irgendeiner Form mitwirkt, so könnten die Erfahrungen von de Vries (1913, p. 61 ff.) erklärt werden, der bei gewissen *Oenothera*-Kreuzungen „Heterogamie“ beobachtete. Die Pollenkörner vererben dabei ein anderes „Bild“ als die Eizellen, d. h. sie scheinen genotypisch anders zusammengesetzt zu sein. Die Kombination der Gene, die in den Pollenkörnern sich allein als lebensfähig erweist, ist eine andere als die, welche allein für die Eizellen möglich ist (de Vries p. 87), (vgl. auch die Ausführungen von Renner (1914) über das Ausschalten von bestimmten nicht lebensfähigen Zygotenkombinationen bei *Oenothera*. Hier könnte auch an ein Nichtharmonisieren bestimmter Chromosomen zu denken sein und wir hätten, weil die „Furchungsteilungen“, d. h. die Teilungen im jungen Embryo, schon nicht mehr glücken, einen noch viel strengeren Parallelfall zu Boveri's Funden). Bei Pflanzen, die wegen ihrer Diöcie eine Selbstbefruchtung unmöglich machen, mögen übrigens auch innerhalb der „reinen“ Art Semisterilitätserscheinungen viel häufiger sein, als man zumeist denken würde. So berichtet wieder Wefelscheid (1911), daß er auch bei reiner *Bryonia dioica* eine Menge steriler Pollenkörner und Embryosäcke beobachtet habe, bei deren Bildung cytologisch völlige Übereinstimmung mit denen meines (Tischler 1906 b) studierten Bastards *Bryonia alba* $\times$ *dioica* herrschte. Freilich müßte erst das Experiment zeigen, ob Vererbung der Semisterilität im Sinne von Belling oder Modifikation durch äußere Faktoren vorläge. Die morphologischen Bilder könnten in beiden Fällen die gleichen sein.

Wir sind so ganz allmählich, ausgehend von Boveri's Experimenten, in die Vorstellungen hineingekommen, welche eine enge Verbindung der Mendel-Gene mit den Chromosomen fordern und wir erinnern uns wieder des oben bei den „mutierenden“ Arten mit veränderter Chromosomenzahl gesagten. Es sei nun gleich vorweg bemerkt, daß bisher noch nie gezeigt ist, eine solche Verbindung sei in einem bestimmten Falle unmöglich. In diesem Zusammenhange ist zunächst die Tatsache wichtig, daß die einzigen Fälle im Pflanzenreich, in denen offenbar Mendel-Gene nicht aufspalten und eine

„konstante“ Nachkommenschaft liefern, zu apogamen resp. aposporen Individuen gehören, bei denen die Chromosomenreduktion ausgeblieben war (z. B. *Hieracium*). Ferner weist Federley (1913) für gewisse Schmetterlingsbastarde darauf hin, daß hier eine Konstanz in der Nachkommenschaft mit dem Fehlen einer Chromosomenbindung in der „heterotypen“ Teilung und damit einer Chromosomenreduktion enge verknüpft ist ¹⁾.

Ferner machte noch kürzlich Baur (1914, p. 286) darauf aufmerksam, daß weder bei dem doch so sehr genau untersuchten *Antirrhinum* noch auch sonst irgendwo ein Beispiel existiere, „wo gleichzeitig mehr Grundunterschiede gemeldet hätten, als die betreffende Species im Haplonten Chromosomen hat“. Es müßten danach in einem und demselben Chromosom mehrere voneinander im übrigen ganz unabhängige Gene lokalisiert sein. Jüngst ist eine Arbeit von Sturtevant (1915) erschienen ²⁾, welche versucht, speziell die Gene, die „Bindung untereinander“ zeigen, bei den verschiedenen mendelistisch studierten Arten zusammenzustellen.

Es wäre also z. B. bei zwei Genen in F_2 nicht eine Proportion nach dem Mendelschema möglich, sondern in einem Zahlenverhältnis $nAB \cdot lAb \cdot lAb \cdot nab$. Sturtevant bemüht sich, über die Häufigkeit solcher Gen-Bindungen, wie sie in unserem Beispiel zwischen A u. B resp. a u. b angenommen werden müßte, ins Reine zu kommen. Aus seiner Tabelle XIII auf p. 263 citiere ich nur die botanischen Beispiele:

Lathyrus 2 Gruppen, eine mit 3 und eine mit 4 Paaren von Genen;

Pisum 1 Gruppe mit 2 Paar Genen und 2 andere zweifelhafte Gruppen;

Antirrhinum 1 Gruppe mit 3 Paar Genen;

Mathiola 1 Gruppe mit wahrscheinlich 4 Paar Genen und eine zweifelhafte Gruppe;

Melandryum 1 geschlechtsbegrenztes Gen;

Senecio 1 Gruppe mit 2 Paar Genen.

Die Gene einer „Gruppe“ sollen dabei immer in einem und demselben Chromosom lokalisiert sein. Also wir könnten Baur's oben aufgeführten Satz so einschränken, daß nie mehr Gruppen von Genen gleichzeitig mendeln dürfen, als Chromosomen vorhanden sind.

¹⁾ Über die Möglichkeit einer Konstanz in späteren Generationen trotz Spaltung in F_2 vgl. Federley 1913, p. 69, Lehmann 1914, p. 163 ff.

²⁾ Vgl. auch die neueste Arbeit von Honing (1915), der mit *Canna*-Varietäten Kreuzungsexperimente vornahm und in den einzelnen Rassen Unterschiede derart aufzufinden meinte, daß gewisse „Faktoren“ das eine Mal in einem Chromosom zusammen, das andere Mal auf verschiedene verteilt liegen. Man wird mit Interesse eine Weiterführung der Experimente zu erwarten haben.

Nun besagt ja aber die obige Formel, daß Ab und aB zwar weniger oft vorkommen, als die „verkoppelten“ AB und ab , aber sie kommen doch eben vor. Um das zu erklären, will Sturtevant eine gegenseitige Beeinflussung der Chromosomen statuieren, wie sie morphologisch von Janssens als „Chiasmatype“ beschrieben ist.

Während der Prophasen der heterotypen Mitosen sollen sich hier die Chromosomen „über Kreuz“ legen, sich umschlingen und homologe Teile gegenseitig austauschen können (vgl. auch Wilson 1913, p. 823).

Wenn die einzelnen Gene hier ihre morphologischen Substrate „hintereinander“ in einem und demselben Chromosom aufgereiht hätten, so würde durch dies „crossing over“ ein ein- bis mehrfacher Austausch der Chromosomenteile und damit ihrer Gene erfolgen können.

Sturtevant's Arbeit ist zweifellos interessant. Und Wilson (1913, p. 824) sagt direkt von ähnlichen Gedankengängen, daß sie „the only intelligible explanation that has yet been offered of a series of undoubted facts“ erbrächten. Zunächst ist doch aber die morphologische Grundlage, die Chiasmatype, noch ganz unbewiesen.

Auf die Frage, was die Gene chemisch eigentlich sind, kann ich hier nicht näher eingehen. Manches spricht dafür, daß sie enzymatischen Charakter haben, wie das Driesch 1906, Bateson 1909 (vgl. auch Godlewski 1909, p. 251 und Frl. Erdmann 1912, p. 563—565) schon vor Jahren betonten¹⁾. Lundegårdh (1910, p. 308) möchte deswegen die in den Chromosomen lokalisierten Körper, „die in chemischer Weise gleichsam dirigierend oder richtend auf gewisse plasmatische Umsetzungen der Zelle wirkten“, nicht Träger von „Anlagen“ oder „Eigenschaften“ nennen. Und Wilson (1913, p. 825) sagt: „It is perfectly obvious that chromosomes do not bear hereditary characters as such; they bear only somethings that are necessary to the production of characters. I again repeat that these „somethings“ may be at bottom of chemical nature“. Man könne ruhig von „Determiners“ (wenn auch nicht einmal von „primary or exclusive determiners“) sprechen, sofern man nur nicht vergäße, daß noch manches andere „are concerned in the production of every character“. Dieser Gedanke ist auch sonst in den letzten Jahren noch öfter ventiliert. Und er mag heilsam für jene Übertreibungen sein, die schon jetzt glauben, den Nägeli'schen Begriff des „Idioplasmas“ der Summe der Mendel-Gene gleichsetzen zu können. In dieser Richtung warnt Baur (1914), wenn er sagt, letztere seien doch, was oft vergessen wird, nur (S. 95) die „Grundunterschiede“ zwischen zwei Sippen. Und es erlauben z. B. auch (p. 282) „die

¹⁾ Vgl. aber Godlewski (1914, p. 1014): „Aber auch das eigentliche Wesen der „Anlagen“ ist absolut dunkel. Ob es Fermente oder andere materielle Substanzen sind, welche Eigenschaften ihnen zukommen, das sind alles Fragen, welche in der nächsten Zeit wahrscheinlich noch nicht ihre Lösung finden werden.“

Kreuzungsversuche zwischen einer kernlosen Sexualzelle einer Species und einer kernhaltigen einer anderen Species immer nur einen Schluß darauf, wo die idioplasmatischen Grundlagen der Verschiedenheit zwischen den beiden gerade gekreuzten Species lokalisiert sind (vgl. auch Kornhauser 1915). Wie solche Gene als „physikalische Gemische“ innerhalb eines Chromosoms zusammenwirken, wie sie sich bei der Spaltung „entmischen“, wie sie aber auch neue „stabile“ Verbindungen eingehen könnten, davon wissen wir noch nichts. Die interessanten Ausführungen Lehmann's (1914, p. 163 ff.) werden jedoch sicher dazu beitragen, die Probleme wenigstens im Fluß zu erhalten.

Die älteren Forscher wie Strasburger und O. Hertwig hatten schon 1884 (vgl. auch Strasburger 1906, p. 122 ff.) aus morphologischen Bildern die Bedeutung des Kerns (und damit der Chromosomen, die als solche freilich erst später gewürdigt wurden) erschlossen. Noch jetzt haben die alten Argumente ihren Wert behalten, denn wir kennen noch heute, auch bei einer viel besseren Mikrotechnik, Fälle, in denen offenbar Cytoplasma im Befruchtungsakt sicher nicht mit dem ♂ Kern in die Eizelle übertragen wird. Strasburger wies (1910b) noch gegen Ende seines Lebens solches für *Urtica dioica* nach und Němec (1912), der beobachtete, wie zuweilen Cytoplasma mit eingeschlossen werden kann (z. B. bei *Gagea lutea*), zeigte dessen völlige Veränderung und Benutzung als rein trophisches Element.

Und damit könnten wir schließen. Über die Chromosomenindividuen als Regulatoren der „Kernplasmarelation“¹⁾, Gedanken, die Hans Winkler (1906) aussprach, ist neues kaum zu sagen (s. auch Němec 1910a, p. 93 ff.). Auch über die Eigenart der Chromosomenindividualität verglichen mit der der Plastiden, wolle man Němec's oftgenanntes Buch einsehen (1910a, p. 375 ff.). Es sei nur noch auf eine Methode hingewiesen, die vielleicht in Zukunft weiter ausgebaut und für die Chromosomenforschung von Wichtigkeit werden könnte: das ist nämlich die Vitalfärbung der Chromosomen, die Kite und Chambers (1912) vor einiger Zeit empfohlen haben. Es gelang diesen Forschern bei verschiedenen Insektenhoden Lebendfärbungen der Chromosomen mit „Janusgrün“ (d. h. Diäthylsaffraninazodimethylanalin) zu erzielen. Sie wiesen darauf hin, daß dieser Farbstoff nach einem Reduktionsvorgang von Blau in Rot umschlägt. Ein solcher Farbumschlag fand sich nun bei der Tinktion der Chromosomen, die damit gesteigerte Oxydationsprozesse gegenüber dem ruhenden blautingiert bleibenden Nucleus verraten. Ähnliche

¹⁾ Über Kernplasmarelation vgl. z. B. die neueste Zusammenfassung bei Godlewski 1914, p. 473 ff.

Vitalfärbungen sind bereits seit längerer Zeit versucht worden. So hat z. B. schon Campbell 1888 mit *Dahlia* sowie mit Methylviolett und Mauvein speziell in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia virginica* gute Erfolge gehabt und konnte u. a. die ganze Kernteilung lebend verfolgen. Später haben dann andere Forscher bezweifelt, ob es sich noch um normale Lebendfärbungen dabei handle (s. die Zusammenfassung bei Strasburger-Koernicke 1913, p. 156). Vielleicht zeigt sich jetzt mit der Methode von Kite und Chambers ein Weg, die lebenden Chromosomenindividuen besser beobachten zu können, als das gegenwärtig leider möglich ist.

An der Persistenz der Chromosomen aber werden wir schon heute nicht mehr zweifeln dürfen. Denn die Beobachtungen und Hypothesen, auf welche die Lehre von ihrer „Individualität“ sich stützt, sind doch wohl erheblich solider, als das manche Kritiker der letzten Jahre geglaubt haben.

Die weitverstreute Literatur habe ich zum größten Teile aus der Bibliothek der Braunschweiger Technischen Hochschule sowie aus den Sonderabdrucken meiner eigenen Bibliothek entnehmen können. Das Fehlende erhielt ich von den Universitätsbibliotheken zu Heidelberg, Berlin und Erlangen sowie von der Senckenbergischen Bibliothek zu Frankfurt. Den Bibliotheksvorständen, vor allem dem Vorstand der Heidelberger Bibliothek, möchte ich für die vielfachen Freundlichkeiten in bezug auf rasche Sendung auch neuerer Bände noch verbindlichst danken. Herr Bibliothekar Hinrichs von der Braunschweiger Hochschule hat unermüdlich meine Bitten um Bücher-sendungen vermittelt und ihm gebührt gleichfalls mein herzlichster Dank. Nicht zuletzt möchte ich den Herren Kollegen Fitting und Küster für die Liebenswürdigkeit danken, mit der sie mir Separat-abdrucke aus der ehemaligen Strasburger'schen, jetzt dem Bonner Botanischen Institute gehörigen Bibliothek zur Verfügung stellten, sowie Herrn Kollegen Juel-Upsala für Sendung einiger schwedischer Arbeiten.

Braunschweig. Botanisches Institut
der Technischen Hochschule,
den 1. April 1915.

Citierte Literatur.

(Die wenigen Arbeiten, die mir nicht zugänglich waren, sind mit einem * versehen.
Ich kenne ihren Inhalt nur aus Referaten.)

- Allen, Ch. E.** 1905a, Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Lilium canadense*. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, p. 72—82, Taf. 2.
- , 1905b, Die Keimung der Zygote bei *Coleochaete*. Ber. d. D. bot. Gesellsch., Bd. 23, p. 285—292, Taf. 13.
- Andrews, F. M.** 1901, Karyokinesis in *Magnolia* and *Liriodendron* with special reference to the behavior of the chromosomes. Beih. bot. Centralbl., Bd. 11, p. 134—142. 1 Taf.
- d'Angremond, A.** 1914, Parthenokarpie und Samenbildung bei Bananen. Flora, Bd. 107, p. 57—110, Taf. 4—11, 14 Fig.
- Arens, P.** 1907a, Zur Spermatogenese der Laubmoose (Diss. Bonn). Bonn. 36 pp. 1 Taf.
- , 1907b, Die Theorie über die Individualität der Chromosomen. Math.-naturwiss. Blätter. Sep. 8 pp. 2 Fig.
- Armand, L.** 1912, Fécondation et développement de l'embryon chez les Lobéliacées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 155, p. 1534—1536.
- Arnaud, G.** 1912, Sur la cytologie du *Capnodium meridionale* et du mycelium des Fumagines. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 155, p. 726—728.
- Arnoldi, W.** 1910, Beiträge zur Morphologie der Keimung von *Salvinia natans*. Flora, Bd. 100, p. 121—139. 47 Fig.
- Artom, C.** 1912, Le basi citologiche di una nuova sistematica del genere *Artemia*. Archiv f. Zellforsch., Bd. 9, p. 87—113, Taf. 9—10.
- Ascherson, P.** u. **Gräbner, P.** 1896—1898, Synopsis der mitteleuropäischen Flora, Bd. 1. 415 pp. Leipzig.
- Atkinson, G. F.** 1899, Studies on reduction in plants. Bot. Gaz., vol. 28, p. 1—26, pl. 1—6.
- v. Baehr, W. B.** 1909, Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von *Aphis saliceti*, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Archiv f. Zellforsch., Bd. 3, p. 269—333, Taf. 12—15.
- Ballantine, A. J.** 1909, A preliminary note on the embryosac of *Protea lepidocarpus* R. Br. Ann. of Bot., vol. 23, p. 161—162.
- ***Balls, W. L.** 1906, The sexuality of cotton. Yearbook Khediv. agric. Soc. Cairo. 26 pp. 9 pl.
- Bally, W.** 1911, Cytologische Studien an Chytridideen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 50, p. 95—156, Taf. 1—5.
- , 1912, Chromosomenzahlen bei *Triticum*- und *Aegilops*-arten. Ein cytologischer Beitrag zum Weizenproblem. Ber. d. D. bot. Gesellsch., Bd. 30, p. 163—172, Taf. 8.
- Baltzer, F.** 1909, Die Chromosomen von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus*. Archiv f. Zellforsch., Bd. 2, p. 549—632, Taf. 37—38. 25 Fig. 8 Tab.
- , 1910, Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Archiv f. Zellforsch., Bd. 5, p. 497—621. Taf. 25—29. 19 Fig.
- van Bambeke, Ch.** 1903, Sur l'évolution nucléaire et la sporulation chez *Hydnangium carneum* Wallr. Mém. Acad. Sc. de Belgique, t. 54. 44 pp. 3 Taf.
- ***Barker, P. T. B.** 1904, Further observations on the ascocarp of *Ryparobius*. Rept. Brit. Ass. Adv. Science. Cambridge. p. 825—826.

- Barrett, J. T.** 1912, Development and sexuality of some species of *Olpidiopsis* (Cornu) Fischer. Ann. of Botan., vol. 26, p. 209—238, pl. 23—26.
- Baur, E.** 1912, Ein Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung bei *Melandrium album*. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 8, p. 335—336.
- , 1914, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2. Aufl. 401 pp. 10 Taf. 131 Fig. Berlin.
- Beer, R.** 1905, On the development of the pollen grain and anther of some Onagraceae. Beih. botan. Centralbl., Abt. 1. Bd. 19, p. 286—313, pl. 3—5.
- , 1906a, On the development of the spores of *Helminthostachys zeylanica*. Ann. of Botan., vol. 20, p. 177—186, pl. 11—12.
- , 1906b, On the development of the spores of *Riccia glauca*. Ann. of Botan., vol. 20, p. 275—291, pl. 21—22.
- , 1912, Studies in spore development II. On the structure and division of the nuclei in the Compositae. Ann. of Botan., vol. 26, p. 705—726, pl. 56—57.
- , 1913, Studies in spore development III. The premeiotic and meiotic nuclear divisions of *Equisetum arvense*. Ann. of Botan., vol. 27, p. 643—659, pl. 51—53.
- Belling, J.** 1914, The mode of inheritance of semi-sterility in the offspring of certain hybrid plants. Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 12, p. 303—342. 17. Fig.
- Berghs, J.** 1906, Le noyau et la cinèse chez le *Spirogyra*. Cellule, t. 23, p. 53—86. 3 pl.
- Berlese, A. M.** 1898, Über die Befruchtung und Entwicklung der Oosphäre bei den Peronosporéen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 31, p. 159—196, Taf. 4—7.
- Bezssonoff, N.** 1914, Sur quelques faits relatifs à la formation du périthèce et la délimitation des ascospores chez les Erysiphaceae. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 158, p. 1123—1125.
- Black, C. A.** 1913, The morphology of *Riccia Frostii* Aust. Ann. of Botan., vol. 27, p. 511—532, pl. 37—38.
- Blackman, V. H.** 1898, On the cytological features of fertilization and related phenomena in *Pinus silvestris* L. Phil. Trans. Roy. Soc. B., vol. 190, p. 395—426, pl. 12—14.
- , 1904, On the fertilization, alternation of generations and general cytology of the Uredineae. Ann. of Botan., vol. 18, p. 323—373, pl. 21—24.
- , 1911, On Pseudomitosis in *Coleosporium*. Rep. Brit. Assoc. Adv. Science. Sheffield. p. 775.
- v. Boenicke, L.** 1911, Zur Kenntnis der Prophasen der heterotypischen Teilung einiger Pollenmutterzellen. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 29, p. 59—65, Taf. 4.
- Bolleter, E.** 1905, *Fegatella conica* (L.) Corda. Eine morphologisch-physiologische Monographie. Beih. bot. Centralbl., Abt. 1, Bd. 18, p. 327—408, Taf. 12—13. 16 Fig.
- Bonnet, J.** 1912a, Sur le groupement par paires des chromosomes dans les noyaux diploïdes. Archiv f. Zellforsch., Bd. 7, p. 231—241, pl. 21—22. 1 Fig.
- , 1912b, Recherches sur l'évolution des cellules-nourricières du pollen, chez les Angiospermes. Archiv f. Zellforsch., Bd. 7, p. 604—722, Taf. 39—45. 17 Fig.
- , 1914, Reproduction sexuée et alternance des générations chez les Algues. Progr. rei bot., Bd. 5, p. 1—126. 65 Fig.
- Borgert, A.** 1910, Kern- und Zellteilung bei marinen *Ceratium*-Arten. Archiv f. Protistenkd., Bd. 20, p. 1—46, Taf. 1—3.
- Boveri, Th.** 1888, Zellenstudien, Heft II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megalocephala*. 198 pp. 5 Taf. Jena.

- Boveri, Th.** 1899, Die Entwicklung von *Ascaris megalcephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschrift f. Kupfer, p. 383—430, Taf. 40—45. 6 Fig. Jena.
- , 1902, Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. Phys.-med. Gesellsch. Würzburg, N. F., Bd. 35, p. 67—90.
- , 1907, Zellenstudien, Heft VI. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns. Jenaische Zeitschr. Naturw., Bd. 43, p. 1—292. 10 Taf. 73 Fig.
- , 1914a, Über die Charaktere von Echiniden-Bastardlarven bei verschiedenem Mengenverhältnis mütterlicher und väterlicher Substanzen. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 43, p. 117—135.
- , 1914b, Zur Frage der Entstehung maligner Tumoren. 64 pp. 2 Fig. Jena.
- Braun, H.** 1907, Über die spezifischen Chromosomenzahlen in der Gattung *Cyclops*. Zool. Anz., Bd. 32, p. 407—412. 7 Fig.
- , 1909, Die spezifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung *Cyclops*. Archiv f. Zellforsch., Bd. 3, p. 449—482, Taf. 24—25. 2 Fig.
- Brown, W. H.** 1908, The nature of the embryo-sac of *Peperomia*. Bot. Gaz., vol. 46, p. 445—460, pl. 31—33.
- , 1911, The development of the ascocarp of *Lachnea scutellata*. Bot. Gaz., vol. 52, p. 275—305. 51 Fig.
- Burlingame, L. L.** 1907, The sporangium of the *Ophioglossales*. Bot. Gaz., vol. 44, p. 34—56, pl. 3—4.
- , 1908, The staminate cone and male gametophyte of *Podocarpus*. Bot. Gaz., vol. 46, p. 161—178, pl. 8—9. 9 Fig.
- , 1913, The morphology of *Araucaria brasiliensis*. I. The staminate cone and male gametophyte. Bot. Gaz., vol. 55, p. 97—114, pl. 4—5. 11 Fig.
- Calkins, G. N.** 1897. Chromatin-reduction and tetradformation in Pteridophytes. Bull. Torrey bot. Club., vol. 24, p. 101—116, pl. 295—296.
- Campbell, D. H.** 1888, The staining of living nuclei. Unters. bot. Inst. Tübingen, Bd. 2, p. 569—581.
- , 1897, A morphological study of *Naias* and *Zannichellia*. Proc. Californ. Acad. of sci. III ser. Bot., vol. 1, p. 1—61 pl. 1—5.
- , 1905a, The structure and development of Mosses and Ferns (Archegoniatae) 2 edit. 657 pp. 322 Fig. New York.
- , 1905b, Studies on the Araceae III. Ann. of Botan., vol. 19, p. 329—349, pl. 14—17.
- Cannon, W. A.** 1903a, Studies in plant hybrids. The spermatogenesis of hybrid cotton. Bull. Torrey bot. Club., vol. 30, p. 133—172, pl. 7—8.
- , 1903b, Studies in plant hybrids. The spermatogenesis of hybrid peas (*Pisum*). Bull. Torrey bot. Club., vol. 30, p. 519—543, pl. 17—19.
- Cardiff, J. D.** 1906, A study of synapsis and reduction. Bull. Torrey bot. Club, vol. 33, p. 271—306, pl. 12—15.
- Carruthers, C.** 1911, Contributions to the cytology of *Helvella crispa*. Ann. of Botan., vol. 25, p. 243—252, pl. 18—19.
- Chamberlain, Ch. J.** 1899, Oogenesis in *Pinus Laricio*. Bot. Gaz., vol. 27, p. 268—280, pl. 4—6.
- , 1906, The ovule and female gametophyte of *Dioon*. Bot. Gaz., vol. 42, p. 321—358, pl. 13—15. 9 Fig.
- Christman, A. H.** 1905, Sexual reproduction in the rusts. Bot. Gaz., vol. 39, p. 267—275, pl. 8.
- Claussen, P.** 1908, Über Eientwicklung und Befruchtung bei *Saprolegnia monoica*. Festschrift d. D. bot. Gesellsch., Bd. 26, p. 144—161, Taf. 6—7.
- , 1912, Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. *Pyronema confluens*. Zeitschrift f. Botan., Bd. 4, p. 1—64, Taf. 1—6.

- Coker, W. C.** 1903, On the gametophyte and embryo of *Taxodium*. Bot. Gaz., vol. 36, p. 1—27, 114—140, Taf. 1—11.
- Correns, C.** 1907, Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. 81 pp. 9 Fig. Berlin.
- , 1909, Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. - Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 2, p. 331—340.
- , 1913, Experimentelle Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes in Correns-Goldschmidt: Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes, p. 1—72. 10 Fig. Berlin.
- Coulter, J. M.** 1908, The embryo sac and embryo of *Gnetum gnemon*, vol. 46, p. 43—49, pl. 7.
- Coulter, J. M.** u. **Chamberlain, Ch. J.** 1903, Morphology of Angiosperms. 348 pp. 113 Fig. New York u. London.
- , —, 1910, Morphology of Gymnosperms. 2. edit. 458 pp. 462 Fig. Chicago.
- Coulter, J. M., Chamberlain Ch. J.** u. **Schaffner, J. H.** 1897, Contribution to the life history of *Lilium philadelphicum*. Bot. Gaz., vol. 23, p. 412—452, pl. 32—39.
- Dangeard, P. A.** 1898, Mémoire sur les Chlamydomonadées, ou l'histoire d'une cellule. Botaniste, sér. 6, p. 65—290. 20 Fig.
- , 1900a, Observations sur le développement du *Pandorina morum*. Botaniste, sér. 7, p. 192—211, pl. 5.
- , 1900b, Recherches sur la structure du *Polyphagus Euglenae* Nowak. et sa reproduction sexuelle. Botaniste, sér. 7, p. 213—262, pl. 6—7. 3 Fig.
- , 1901, Étude sur la structure de la cellule et ses fonctions. Le *Polytoma uvella*. Botaniste, sér. 8, p. 5—58. 4 Fig.
- , 1903, Nouvelles considérations sur la reproduction sexuelle des champignons supérieurs. Botaniste, sér. 9, p. 35—46.
- , 1906, Recherches sur la développement du périthèce chez les Ascomycètes. Botaniste, sér. 9, p. 59—303, pl. 1—18. 9 Fig.
- , 1909, Sur les phénomènes de fécondation chez les *Zygnema*. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 148, p. 1406—1407.
- Darling, Ch. A.** 1909, Sex in dioecious plants. Bull. Torrey bot. Club, vol. 36, p. 177—199, pl. 12—14.
- Davis, B. M.** 1899, The spore-mother-cell of *Anthoceros*. Bot. Gaz., vol. 28, p. 89—109, pl. 9—10.
- , 1903, Oogenesis in *Saprolegnia*. Bot. Gaz., vol. 35, p. 233—249, 320—349, pl. 9—10.
- , 1909, Cytological studies on *Oenothera* I. Pollen development of *Oenothera grandiflora*. Ann. of Botan., vol. 23, p. 551—571, pl. 41—42.
- , 1910, Cytological studies on *Oenothera* II. The reduction divisions of *Oenothera biennis*. Ann. of Botan., vol. 24, p. 631—651, pl. 52—53.
- , 1914, Genetical studies on *Oenothera* V. Some reciprocal crosses of *Oenothera*. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 12, p. 169—205. 22 Fig.
- Děbski, B.** 1897, Beobachtungen über Kernteilung bei *Chara fragilis*. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 30, p. 227—248. Taf. 9—10.
- Denniston, R. H.** 1913, The individuality of chromosomes in the somatic cells of *Gentiana procera*. Science, N. S., vol. 37, p. 383—384.
- Digby, L.** 1912, The cytology of *Primula Kewensis* and other related *Primula* Hybrids. Ann. of Botan., vol. 26, p. 357—388, pl. 41—43.
- , 1914, A critical study of the cytology of *Crepis virens*. Archiv f. Zellforsch., Bd. 12, p. 97—146, pl. 8—10.
- Dittschlag, E.** 1910, Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Puccinia Falcariae*. Centralbl. f. Bakteriöl., Abt. 2, Bd. 28, p. 473—492. 3 Taf. 7 Fig.

- Elkins, M. G.** 1914, The maturation phases in *Smilax herbacea*. Bot. Gaz, vol. 57, p. 32—52, pl. 4—6.
- v. d. Elst, P.** 1909, Bijdrage tot de kennis van de zaadknopontwikkeling der Saxifragaceën. Diss. Utrecht. 59 pp. 1 Taf.
- Engler, A.** 1912, Syllabus der Pflanzenfamilien, 7. Aufl. (mit Unterstützung von E. Gilg). 387 pp. 457 Fig. Berlin.
- Erdmann, Rh.** 1908a, Kern- und Plasmawachstum in ihren Beziehungen zueinander. Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 18, p. 844—893.
- , 1908b, Experimentelle Untersuchung der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigellei. Archiv f. Zellforsch., Bd. 2, p. 76—136. 6 Kurven.
- , 1912, Quantitative Analyse der Zellbestandteile bei normalem, experimentell veränderten und pathologischem Wachstum. Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 20, p. 471—566. 12 Fig.
- Ernst, A.** 1901, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von *Tulipa Gesneriana* L. Flora, Bd. 88, p. 37—77, Taf. 4—8.
- , 1902, Chromosomenreduktion, Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung bei *Paris quadrifolia* L. und *Trillium grandiflorum* Salisb. Flora, Bd. 91, p. 1—46, Taf. 1—6.
- , 1914, Embryobildung bei *Balanophora*. Flora, Bd. 106, p. 129—159, Taf. 1—2.
- Ernst, A. u. Bernard, Ch.** 1911, Beiträge zur Embryologie von *Thismia clandestina* Miq. und *Thismia Versteegi* Sm. Ann. jard. bot. Buitenzorg, vol. 24, p. 70—78, Taf. 12—13.
- , —, 1912a, Entwicklungsgeschichte des Embryosackes und des Embryos von *Burmannia candida* Engl. und *B. Championii* Thw. Annal. jard. bot. Buitenzorg, vol. 25, p. 161—188, Taf. 13—17.
- , —, 1912b, Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryos und des Endosperms von *Burmannia coelestis* Don. Annal. jard. bot. Buitenzorg, vol. 26, p. 234—257, Taf. 19—22.
- Ernst, A. u. Schmid, Ed.** 1913, Über Blüte und Frucht von *Rafflesia*. Morphologisch-biologische Beobachtungen und entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen. Annal. jard. bot. Buitenzorg, vol. 27, p. 1—58, Taf. 1—8.
- Escoyvez, E.** 1907, Le noyau et la caryocinèse chez le *Zygnema*. Cellule, t. 24, p. 353—366. 1 pl.
- , 1909, Caryocinèse, centrosome et kinoplasme dans le *Stypocaulon scoparium*. Cellule, t. 25, p. 179—204. 1 Taf.
- v. Faber, C.** 1912, Morphologisch-physiologische Untersuchungen an Blüten von *Coffea*-Arten. Annal. jard. bot. Buitenzorg, vol. 25, p. 59—160, Taf. 1—12.
- Farmer, J. B.** 1894, Studies in Hepaticae: on *Pallavicinia decipiens* Mitten. Annal. of Botan., vol. 8, p. 35—52, pl. 6—7.
- , 1895, On spore formation and nuclear division in the *Hepaticae*. Ann. of Botan., vol. 9, p. 469—523, pl. 16—18.
- , 1907, On the structural constituents of the nucleus and their relation to the organisation of the individual. Proc. roy. soc. London. B., vol. 79, p. 446—464.
- Farmer, J. B. u. Digby, L.** 1907, Studies in apospory and apogamy in Ferns. Ann. of Botan., vol. 21, p. 161—199, pl. 16—19.
- , —, 1910, On the cytological features exhibited by certain varietal and hybrid ferns. Ann. of Botan., vol. 24, p. 191—212, pl. 16—18.
- , —, 1914, On dimensions of chromosomes considered in relation to phylogeny. Phil. Transact. roy. Soc. London. B., vol. 205, p. 1—25, pl. 1—2. 14 Kurven.
- Farmer, J. B. u. Reeves, J.** 1894, On the occurrence of centrospheres in *Pellia epiphylla* Nees. Ann. of Botan., vol. 8, p. 219—224, pl. 14.

- Farmer, J. B.** u. **Shove, D.** 1905, On the structure and development of the somatic and heterotype chromosomes of *Tradescantia virginica*. Quart. Journ. microsc. Science, vol. 48, p. 559—569, pl. 42—43.
- Farmer, J. B.** u. **Williams, J. L.** 1898, Contributions to our knowledge of the Fucaceae; their life-history and cytology. Phil. Transact. Roy. soc. London. B., vol. 190, p. 623—645, pl. 19—24.
- Faull, J. H.** 1905, Development of ascus and spore formation in Ascomycetes. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. vol. 32, p. 77—114, pl. 7—11.
- , 1912, The cytology of *Laboulbenia chaetophora* and *L. Gyrinidarum*. Ann. of Botan., vol. 26, p. 325—355, pl. 37—40.
- Federley, H.** 1913, Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre. Bd. 9, p. 1—110, Taf. 1—4. 5 Fig.
- Ferguson, M. C.** 1901, The development of the egg and fertilization in *Pinus Strobus*. Ann. of Botan., vol. 15, p. 435—479, pl. 23—25.
- , 1904, Contributions to the knowledge of the life history of *Pinus* with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes and fertilization. Proceed. Wash. Acad. Scienc., p. 1—202, pl. 1—24.
- Fick, R.** 1905, Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Suppl. p. 179—228.
- , 1907, Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebn. Anat. u. Entwickl.-Gesch. Bd. 16, p. 1—140.
- , 1909, Bemerkungen zu Boveri's Aufsatz über die Blastomerenkerne von *Ascaris* und die Theorie der Chromosomen. Archiv f. Zellforsch. Bd. 3, p. 521—523.
- Forenbacher, A.** 1914, Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Potentilla*. Acad. Sc. et des arts des Slaves du sud de Zagreb, p. 86—97.
- Franck, W. J.** 1911, Somatische Kern- en celdeeling en microsporogenese bij het suikerriet. (Diss. Delft.) Delft. 184 pp. 8 pl.
- Fraser, H. C. J.** 1907, Contribution to the cytology of *Humaria rutilans* Fr. (Pr. N.). Ann. of Botan. vol. 21, p. 307—308.
- Fraser, H. C. J.** u. **Brooks, W. E. St.** 1909, Further studies on the cytology of the ascus. Ann. of Botan., vol. 23, p. 537—549, pl. 39—40. 1 Fig.
- Fraser, H. C. J.** u. **Snell J.** 1911, The vegetative divisions in *Vicia Faba*. Ann. of Botan., vol. 25, p. 845—855, pl. 62—63.
- Fraser, H. C. J.** u. **Welsford, E. J.** 1908, Further contributions to the cytology of the Ascomycetes. Ann. of Botan., vol. 22, p. 465—477, pl. 26—27. 1 Fig.
- Friemann, W.** 1910, Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der monokotylen Pflanzen (Diss. Bonn). Bonn 44 pp. 1 Taf.
- Fries, R. E.** 1911 a, Über die zytologischen Verhältnisse bei der Sporenbildung von *Nidularia*. Zeitschr. f. Botan., Bd. 3, p. 145—165, Taf. 1—2.
- , 1911 b, Zur Kenntnis der Cytologie von *Hygrophorus conicus*. Svensk bot. Tidskr., vol. 5, p. 241—251, Taf. 1.
- Frisendahl, A.** 1912, Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria germanica* Desv. K. Sv. Vetensk. Akad. Handl., Bd. 48, No. 7. 62 pp. 3 Taf. 21 Fig.
- Frye, T. C.** 1901, Development of the pollen in some Asclepiadaceae. Bot. Gaz., vol. 32, p. 325—331, pl. 13.
- , 1902, A morphological study of certain Asclepiadaceae. Bot. Gaz., vol. 34, p. 389—413, pl. 13—15.
- Fujii, K.** 1910, Some remarks on the cretaceous fossil flora and the causes of extinction. Tokyo Bot. Magaz., vol. 24, p. 197—220.

- Garber, J. F.** 1904, The life history of *Ricciocarpus natans*. Bot. Gaz., vol. 37, p. 161—177, pl. 9—10. 4 Fig.
- Gates, R. R.** 1907, Hybridization and germ cells of *Oenothera mutants*. Bot. Gaz., vol. 44, p. 1—21. 3 Fig.
- , 1908 a, The chromosomes of *Oenothera*. Science N. S., vol. 27, p. 193—195.
- , 1908 b, Further studies on the chromosomes of *Oenothera*. Science, N. S., vol. 27, p. 335.
- , 1909 a, Further studies of Oenotheran cytology. Science, N. S., vol. 29, p. 269.
- , 1909 b, The stature and chromosomes of *Oenothera gigas* de Vries. Archiv f. Zellforsch., Bd. 3, p. 525—552.
- , 1909 c, The behavior of chromosomes in *Oenothera lata* $\times$ *gigas*. Bot. Gaz., vol. 48, p. 179—199, pl. 12—14.
- , 1913 a, A contribution to a knowledge of the mutating *Oenotheras*. Transact. Linnean Soc. London, II. Ser. Bot., vol. 3, p. 1—67, pl. 1—6.
- , 1913 b, Tetraploid mutants and chromosome mechanisms. Biolog. Centralbl. Bd. 33, p. 92—99, 113—150. 7 Fig.
- Gates, R. R.** u. **Thomas, N.** 1914, A cytological study of *Oenothera mut. lata* and *Oe. mut. semilata* in relation to mutation. Quart. Journ. microsc. scienc., vol. 59, p. 523—571, pl. 35—37. 4 Fig.
- Geerts, J. M.** 1907, Über die Zahl der Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 25, p. 191—195, Taf. 6.
- , 1909, Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. Rec. Trav. bot. Néerl. Bd. 5, p. 93—208, Taf. 5—22.
- , 1911, Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 29, p. 160—166, Taf. 8.
- Georgevitch, P.** 1910, Aposporie und Apogamie bei *Trichomanes Kaulfussii* Hk. et Grew. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 48, p. 155—170. 30 Fig.
- Godlewski, E. jun.** 1909, Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. Heft IX der Vorträge u. Aufsätze über Entw.-Mech. d. Organism. herausg. v. W. Roux. 301 pp. 67 Fig. Leipzig.
- , 1910, Plasma und Kernsubstanz im Epithelgewebe bei der Regeneration der Amphibien. Beitrag zur Analyse der Regenerationserscheinungen. Archiv f. Entw.-Mech., Bd. 30, p. 81—100, Taf. 12. 5 Fig.
- , 1914, Physiologie der Zeugung in Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. 3, 2. Hälfte, p. 457—1022. 335 Fig. Jena.
- v. Goebel, K.** 1913, Organographie der Pflanzen. 2. Aufl. Teil 1. Allgemeine Organographie. 513 pp. 459 Fig. Jena.
- Goetz, G.** 1899, Über die Entwicklung der Eiknospe bei den Characeen. Bot. Ztg., Bd. 57, Abt. 1, p. 1—13, Taf. 1.
- Goldschmidt, R.** 1913 a, Der Vererbungsmodus der gefüllten Levkoyenrassen als Fall geschlechtsbegrenzter Vererbung? Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 10, p. 74—98.
- , 1913 b, Cytologische Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. In Correns-Goldschmidt: Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes p. 73—149. 45 Fig. Berlin.
- Gow, J. E.** 1908, Studies in *Araceae*. Bot. Gaz., vol. 46, p. 35—42, pl. 4—6.
- , 1913, Observations on the morphology of the Aroids. Bot. Gaz., vol. 56, p. 127—142. 47 Fig.
- Graham, M.** 1913, Studies in nuclear division of *Preissia commutata*. Ann. of Botan., vol. 27, p. 661—679, pl. 54—55.
- Granier, J.** u. **Boule, L.** 1911 a, Sur le phénomène de conjugaison des chromosomes à la prophase de la première cinèse réductrice (Microsporogenèse chez *Endymion nutans* Dum.). C. R. Ac. Sc. Paris, t. 152, p. 393—396.

- Granier, J. u. Boule, L.** 1911b, Sur le caractère hétérogamique des gemini chez *Impatiens glanduligera* Royle. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 152, p. 1020—1022.
- Graves, A. H.** 1908, The morphology of *Ruppia maritima*. Transact. Connecticut Acad. Arts and Sci.: New Haven, vol. 14, p. 59—170, Taf. 1—15. 33 Fig.
- Grégoire, V.** 1905, Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. I. Mém. Cellule, t. 22, p. 219—376. 147 Fig.
- , 1907, Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendélienne. Les chromosomes: Individualité, réduction, structure. Annal. soc. roy. zool. et malacologique de Belgique, t. 42, p. 267—320.
- , 1909, La réduction dans le *Zoogonus mirus* Lss. et le „Primärtypus“. Cellule, t. 25, p. 243—287. 2 Taf.
- , 1910, Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. II. Mém. Cellule, t. 26, p. 223—422. 145 Fig.
- Gregory, R. P.** 1914, Spore formation in leptosporangiate ferns. Ann. of Botan., vol. 18, p. 445—458, pl. 31. 1 Fig.
- , 1905, The abortive development of the pollen in certain sweet-peas (*Lathyrus odoratus*). Proc. Cambridge phil. Soc., vol. 13, p. 148—157, pl. 1—2.
- , 1909, Note on the histology of the giant and ordinary forms of *Primula sinensis*. Proc. Cambridge phil. Soc., vol. 15, p. 239—246, pl. 10. 1 Fig.
- , 1914, On the genetics of tetraploid plants in *Primula sinensis*. Proc. Roy. Soc. London. B., vol. 87, p. 484—492.
- Griggs, R. F.** 1909, Mitosis in *Synchytrium* with some observations on the individuality of the chromosomes. Bot. Gaz., vol. 48, p. 339—358, pl. 16—18.
- , 1912, The development and cytology of *Rhodochytrium*. Bot. Gaz., vol. 53, p. 127—173, pl. 11—16.
- Grimm, J.** 1912, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Rhus* und *Coriaria*. (Diss. Bonn.) Flora, Bd. 104, p. 309—334, Taf. 10—11. 3 Fig.
- Grün, C.** 1913, Monographische Studien an *Trebubia insignis*. Flora, Bd. 106, p. 331—392, Taf. 3—5. 14 Fig.
- Guignard, L.** 1884, Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire. Ann. Sc. natur. Botan., sér. VI, t. 17, p. 1—59, pl. 1—5.
- , 1885, Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de la division communs aux végétaux et aux animaux. Ann. sc. natur. Botan., sér. VI, t. 20, p. 310—372, pl. 15—18.
- , 1891, Nouvelles études sur la fécondation. Ann. sc. natur. Botan., sér. VII, t. 14, p. 163—296, pl. 9—18.
- , 1897, Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. sc. natur. Botan., sér. VIII, t. 6, p. 177—220, pl. 9—11.
- , 1899, Sur la formation du pollen et la réduction chromatique dans le *Najas major*. C. R. Ac. Sc. Paris. t. 128, p. 202—207.
- Guilliermond, A.** 1905, Remarques sur la karyokinèse des Ascomycètes. Ann. Mycolog., Bd. 3, p. 344—361, Taf. 10—12.
- , 1907, Contribution à l'étude cytologique des Cyanophycées. Revue génér. de Botan., t. 18, Sep. 36 pp., pl. 9—13.
- , 1909, Remarques sur l'évolution nucléaire et les mitoses de l'asque chez les Ascomycètes. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 149, p. 350—352.
- , 1911, Aperçu sur l'évolution nucléaire des Ascomycètes. Revue génér. de Botan., t. 23, Sep. 32 pp., pl. 4—5. 8 Fig.
- , 1913, Les progrès de la cytologie des Champignons. Progr. rei bot., Bd. 4, p. 389—542. 82 Fig.
- v. Guttenberg, H.** 1909, Cytologische Studien an *Synchytrium*-Gallen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 46, p. 453—477, Taf. 13—14.

- Haecker, V.** 1907, Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebnisse und Fortschr. d. Zoolog., Bd. 1, p. 1—136. 43 Fig.
- , 1912, Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. 405 pp. 1 Titelbild. 4 Taf. 133 Fig. Braunschweig.
- Harper, R. A.** 1895, Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung und Sporenbildung im Ascus. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 13, p. (67)—(78), Taf. 27.
- , 1897, Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 30, p. 249—284, Taf. 11—12.
- , 1898, Nuclear phenomena in certain stages in the development of the smuts. Transact. Wisc. Acad. Sc. Arts and Lett., vol. 12, p. 475—498, pl. 8—9.
- , 1899, Cell and nuclear division in *Fuligo varians*. Bot. Gaz., vol. 30, p. 217—251, pl. 14.
- , 1902, Binucleate cells in certain Hymenomycetes. Bot. Gaz., vol. 33, p. 1—23, pl. 1.
- , 1905, Sexual reproduction and the organization of the nucleus in certain mildews. Publ. Carnegie Inst. Washington, No. 37. 92 pp. 7 pl.
- , 1912, Some current conceptions of the germ plasm. Science, N. S., vol. 35, p. 909—923.
- Hartmann, M.** 1911, Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. 54 pp. 13 Fig. Jena.
- , 1915, Mikrobiologie. Allgemeine Biologie der Protisten. In Kultur der Gegenwart, III. Teil, IV. Abt., Bd. 1, p. 283—301. 5 Fig.
- Hartog, M.** 1896, The cytology of *Saprolegnia*. Ann. of Botan., vol. 10, p. 98—100.
- Herbst, C.** 1914, Vererbungsstudien X. Die größere Mutterähnlichkeit der Nachkommen aus Rieseneiern. Archiv f. Entw.-Mech., Bd. 39, p. 617—650, Taf. 28. 13 Fig.
- Hertwig, G.** 1913, Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen. Archiv f. mikr. Anat., Abt. II, Bd. 81, p. 87—127, Taf. 6—7. 6 Fig.
- Heußer, K.** 1915, Die Entwicklung der generativen Organe von *Himantoglossum hircinum* Spr. (= *Loroglossum hircinum* Rich.). Beih. Botan. Centrabl., Abt. 1, Bd. 32, p. 218—277. 29 Fig.
- Himmelbaur, W.** 1912, Einige Abschnitte aus der Lebensgeschichte von *Ribes pallidum* O. u. D. Jahrb. Hamburg. wiss. Anstalt, Bd. 29, 3. Beih., Arbeit. d. Botan. Staatsinst., p. 149—245. 69 Fig.
- Holden, R. J. u. Harper, R. A.** 1903, Nuclear divisions and nuclear fusion in *Coleosporium Sonchi-arvensis*. Transact. Wisc. Acad. of Science. Arts and Lett., t. 14, p. 63—82, pl. 1—2.
- Holmgren, J.** 1913, Zur Entwicklungsgeschichte von *Butomus umbellatus* L. Svensk bot. Tidskr., Bd. 7, p. 58—77, Taf. 1. 19 Fig.
- Honing, J. A.** (1915), Kreuzungsversuche mit *Canna*-Varietäten. Rec. Trav. botan. Neerland., vol. 12, Sep. 26 pp. 2 Fig.
- Hyde, E.** 1909, The reduction division in the anthers of *Hyacinthus orientalis* L. Ohio Natural., vol. 9, p. 539—544, pl. 32.
- Jaccard, P.** 1894, Recherches embryologiques sur l'*Ephedra helvetica* C. A. Meyer. (Diss. Zürich.) Bull. Soc. Vaudoise, vol. 30, p. 46—84, pl. 3—10.
- Jahn, E.** 1904, Myxomycetenstudien. 3. Kernteilung und Geißelbildung bei den Schwärmen von *Stemonitis flaccida* Lister. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 22, p. 84—92, Taf. 6.
- , 1907, Myxomycetenstudien. 6. Kernverschmelzungen und Reduktionsteilungen. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 25, p. 23—26.
- , 1908, Myxomycetenstudien. 7. *Ceratiomyxa*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 26a, p. 342—352. 2 Fig.

- Jahn, E.* 1911, Myxomycetenstudien. 8. Der Sexualakt. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 29, p. 231—247, Taf. 11.
- de Janczewski, E.* 1907, Monographie des groseilliers. *Ribes* L. Mém. soc. phys. et hist. nat. de Genève, vol. 35, p. 119—517. 202 Fig.
- Jesenko, F.* 1913, Über Getreide-Speciesbastarde (Weizen—Roggen). Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 10, p. 311—326. 6 Fig.
- Ikeno, S.* 1904, Blepharoplasten im Pflanzenreich. Biolog. Centralbl., Bd. 24, p. 211—221. 3 Fig.
- Ishikawa, C.* 1912, Über die Chromosomenreduktion bei *Larix leptolepis* Gord. (V. M.). Beih. Bot. Centralbl., Bd. 11, p. 6—7.
- Ishikawa, M.* 1910, Über die Zahl der Chromosomen von *Gingko biloba* L. Tokyo Bot. Magaz., Bd. 24, p. 225—226. 3 Fig.
- , 1911, Cytologische Studien von Dahlien. Tokyo Bot. Magaz., Bd. 25, p. 1—8, Taf. 1.
- Johnson, D. S.* 1904, The development and relationship of *Monoclea*. Bot. Gaz., vol. 38, p. 185—205, pl. 16—17.
- Jolivet, H. D. M.* 1910, Spore formation in *Geoglossum glabrum* Pers. Transact. Wisc. Acad. Scienc. Arts and Letters, vol. 16, p. 1171—1190, pl. 85—87.
- Jollos, V.* 1910, Dinoflagellatenstudien. Archiv f. Protistenkunde, Bd. 19, p. 178—206, Taf. 7—10.
- Juel, H. O.* 1897a, Die Kernteilungen in den Pollen-Mutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die bei denselben auftretenden Unregelmäßigkeiten. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 30, p. 205—226, Taf. 6—8.
- , 1897b, *Muciporus* und die Familie der Tulasnellaceen. Bihang K. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 23, Afd. III, No. 12. 27 pp. 1 Taf.
- , 1898, Die Kernteilungen in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 32, p. 361—388, Taf. 4.
- , 1900a, Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. K. Sv. Vetensk. Akad. Handl., Bd. 33, No. 5. 59 pp. 6 Taf. 5 Fig.
- , 1900b, Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 35, p. 626—659, Taf. 15—16.
- , 1902, Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenanlage von *Casuarina*. Verh. Naturforsch.-Vers. Helsingfors, VII. Sekt. f. Botan., p. 4—6.
- , 1903, Zur Entwicklungsgeschichte des Samens von *Cynomorium*. Beih. botan. Centralbl., Bd. 13, p. 194—202. 5 Fig.
- , 1904, Die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum*. V. M. Arkiv f. Bot., Bd. 2, No. 4. 9 pp.
- , 1905, Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und anderen Cichorieen. K. Sv. Vetensk. Akad. Handl., Bd. 39, No. 4. 21 pp. 3 Taf.
- , 1907, Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. Nov. Act. Reg. Soc. Sci. Upsala, ser. IV, vol. 1, No. 9. 41 pp. 4 Taf.
- , 1911, Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Hippuris vulgaris*. Nov. Act. Reg. Soc. Sci. Upsala, ser. IV, vol. 2, No. 11. 26 pp. 3 Taf. 5 Fig.
- , 1914, Berichtigung über die Gattung „*Muciporus*“. Arkiv f. Botan., Bd. 14, No. 1. 9 pp. 1 Taf.
- Karsten, G.* 1908, Die Entwicklung der Zygoten von *Spirogyra jugalis* Ktzig. Flora, Bd. 99, p. 1—11, Taf. 1.
- , 1912, Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von *Surirella saxonica*. Zeitschr. f. Botan., Bd. 4, p. 417—426. Taf. 7.
- Kasanowsky, V.* 1911, *Aphanomyces laevis* de Bary. I. Entwicklung der Sexualorgane und Befruchtung. Ber. d. D. bot. Gesellsch., Bd. 29, p. 210—228. Taf. 10.

- Katsuki, K.** 1914, Materialien zur Kenntnis der quantitativen Wandlungen des Chromatins in den Geschlechtszellen von *Ascaris*. Archiv f. Zellforschg., Bd. 13, p. 92—118. Taf. 1—3.
- Kauffmann, H.** 1914, Über den Entwicklungsgang von *Cylindrocystis*. Zeitschr. f. Botan., Bd. 6, p. 721—774, Taf. 3. 4 Fig.
- Kemp, H. P.** 1910, On the question of the occurrence of „heterotypical reduction“ in somatic cells. Ann. of Botan., vol. 24, p. 775—803, pl. 66—67.
- v. Kirchner, O.** 1911, Blumen und Insekten. 436 pp. 2 Taf. 159 Fig. Leipzig u. Berlin.
- Kite, G. L. u. Chambers, R. jun.** 1912, Vital staining of chromosomes and the function and structure of the nucleus. Science, N. S., vol. 36, p. 639—641.
- Klebahn, H.** 1896, Beiträge zur Kenntnis der Auxosporenbildung I. *Rhopalodia gibba* (Ehrbg.) O. Müller. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 29, p. 595—654. Taf. 10.
- Klebs, G.** 1912, Über Flagellaten- und Algenähnliche Peridineen. Verh. Naturhist.-med. Ver. Heidelberg, N. F., Bd. 11, p. 369—451, Taf. 10. 15 Fig.
- Kniep, H.** 1911, Über das Auftreten von Basidien in einkernigem Mycel von *Armillaria mellea* Fl. Dan. Zeitschr. f. Botan., Bd. 3, p. 529—553. Taf. 3—4.
- , 1913, Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten I. II. Zeitschr. f. Botan., Bd. 5, p. 593—637. Taf. 2—5.
- Knischewsky, O.** 1906, Beitrag zur Morphologie von *Thuja occidentalis*. Diss. Zürich. 36 pp. 3 Taf.
- Koehler, O.** 1912, Über die Abhängigkeit der Kernplasmarelation von der Temperatur und vom Reifezustand der Eier. Experimentelle Untersuchungen an *Strongylocentrotus lividus*. Archiv f. Zellforschg., Bd. 8, p. 272—351. 3 Kurv. 19 Tab. 1 Fig.
- Koernicke, M.** 1896, Untersuchungen über die Entwicklung der Sexualorgane von *Triticum*, mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilungen. Verhandl. Naturhist. Ver. Preuß. Rheinl. u. Westfal., Bd. 53, p. 149—185, Taf. 5. 3 Fig.
- , 1901, Studien an Embryosack-Mutterzellen. Sitz.-Ber. Niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilkd., p. 25—34.
- , 1903, Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 21, p. (66)—(134).
- , 1905, Über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe und Zellen. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 23, p. 404—415, Taf. 18.
- Kornhauser, S. J.** 1915, A cytological study of the semi-parasitic Copepod, *Hersilia apodiformis* (Phil.), with some general considerations of Copepod Chromosomes. Archiv f. Zellforschg., Bd. 13, p. 399—445, Taf. 27—29. 9 Fig.
- Kränzlin, H.** 1907, Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien bei den Trichien und Arcyrien. Archiv f. Protistenkd., Bd. 9, p. 170—194, Taf. 4. 7 Fig.
- Kruch, O.** 1891, Appunti sullo sviluppo degli organi sessuali e sulla fecondazione della *Riella Clausonis* Let. Malpighia, vol. 4, p. 403—423, pl. 17—18.
- Krüger, F.** 1910, Beitrag zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Albugo candida* und *Peronospora Ficariae*. Centralbl. f. Bakteriöl. Abt. 2, Bd. 27, p. 186—205. 2 Taf.
- Kundt, A.** 1911, Die Entwicklung der Micro- und Macrosporangien von *Salvinia natans*. Beih. bot. Centralbl. Abt. 1, Bd. 27, p. 26—51, Taf. 6—7.
- Kupelwieser, H.** 1912, Weitere Untersuchungen über Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien, insbesondere über die Befruchtung der Seeigelleier durch Wurm Sperma. Archiv f. Zellforschg., Bd. 8, p. 352—395, Taf. 13—15. 4 Fig.

- Kurssanow, L.** 1911a, Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei *Zygnema*. Flora, Bd. 104, p. 65—84, Taf. 1—4.
- , 1911b, Über die Teilung der Kerne bei *Vaucheria*. Biol. Zeitschr. Moskau, Bd. 2, p. 13—26. 1 Taf.
- Kusano, F.** 1909, A contribution in the cytology of *Synchytrium* and its hosts. Bull. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo, vol. 8, p. 79—147, pl. 8—11.
- Kuwada, Y.** 1910, A cytological study of *Oryza sativa* L. Tokyo Botan. Magaz., vol. 24, p. 267—281, pl. 8.
- , 1911, Maiosis in the pollen mother cells of *Zea Mays* L. Tokyo Bot. Magaz., vol. 25, p. 163—181, pl. 5.
- Kuyper, J.** 1914, Die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparats bei *Theobroma Cacao*. Rec. Trav. bot. Néerl., Bd. 11, p. 37—43, Taf. 2. 7 Fig.
- Lagerberg, T.** 1909, Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa moschatellina* L. K. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 44, No. 4. 86 pp. 3 Taf.
- Laibach, Fr.** 1907, Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Beih. botan. Centralbl., Abt. 1, Bd. 22, p. 191—210. Taf. 8.
- Land, W. J. G.** 1900, Double fertilization in Compositae. Bot. Gaz., vol. 30, p. 252—260, pl. 15—16.
- , 1902, A morphological study of Thuja. Bot. Gaz., vol. 36, p. 249—260, pl. 6—8.
- , 1904, Spermatogenesis and oogenesis in *Ephedra trifurca*. Bot. Gaz., vol. 38, p. 1—18, pl. 1—4.
- Lang, W. H.** 1898, On apogamy and the development of Sporangia upon Fern-Prothalli. Philosoph. Transact. Roy. soc. London. B., vol. 190, p. 187—238, pl. 7—11.
- Lauterborn, R.** 1896, Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. 165 pp. 10 Taf. 1 Fig. Leipzig.
- Lawson, A. A.** 1898, Some observations on the development of the karyokinetic spindle in the pollen-mother-cells of *Cobaea scandens* Cav. Proc. Calif. Acad. Scienc. III ser., vol. 1, p. 169—188, pl. 33—36.
- , 1904a, The gametophytes, archegonia, fertilization and embryo of *Sequoia sempervirens*. Ann. of Botan., vol. 18, p. 1—28, pl. 1—4.
- , 1904b, The gametophytes, fertilization and embryo of *Cryptomeria japonica*. Ann. of Botan., vol. 18, p. 417—444, pl. 27—30.
- , 1907, The gametophytes, fertilization and embryo of *Cephalotaxus drupacea*. Ann. of Botan., vol. 21, p. 1—23, pl. 1—4.
- , 1910, The gametophytes and embryo of *Sciadopitys verticillata*. Ann. of Botan., vol. 24, p. 403—421, pl. 29—31.
- , 1911, Nuclear osmosis as a factor in mitosis. Transact. Roy. Soc. Edinburgh., vol. 48, p. 137—161, pl. 7—10.
- , 1912, A study in chromosome reduction. Transact. Roy. Soc. Edinburgh., vol. 48, p. 601—627, pl. 52—54.
- van Leeuwen, W. u. van Leeuwen-Reynvaan** 1907, Over een tweemalige reductie van het aantal chromosomen bij het ontstaan der geslachtscellen en over de daarop volgende, tweemalige bevruchtung bij enkele *Polytrichum*-soorten. Verslag K. Akad. v. Wetenschap., Amsterdam, Bd. 16, p. 312—318.
- Lehmann, E.** 1914, Über Bastardierungsuntersuchungen in der *Veronica*-Gruppe *agrestis*. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 13, p. 88—175, Taf. 1.
- Levine, M.** 1913, Studies in the cytology of the Hymenomycetes, especially the Boleti. Bull. Torrey bot. Club., vol. 40, p. 137—181, pl. 4—8.
- Lewis, C. E.** 1906, The embryology and development of *Riccia lutescens* and *Riccia crystallina*. Bot. Gaz., vol. 41, p. 109—138, pl. 5—9.

- Lewis, C. E.** 1909, The life history of *Griffithsia Bornetiana*. Ann. of Botan., vol. 23, p. 639—690, pl. 49—53. 2 Fig.
- de Litardière, R.** 1912, Les phénomènes de la cinèse somatique dans le méristème radriculaire de quelques Polypodiacées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 154, p. 1097—1100.
- Lloyd, F. E.** 1902, The comparative embryology of the *Rubiaceae*, pt. 2. Mem. Torrey bot. Club, vol. 8, p. 27—112, pl. 5—15.
- Lopriore, G.** 1905, Über die Vielkernigkeit der Pollenkörner und Pollenschläuche von *Araucaria Bidwillii* Hook. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 15, p. 335—346.
- Lotsy, J. P.** 1909—1911, Vorträge über Botanische Stammesgeschichte, Bd. II. 902 pp. 553 Fig. Bd. III. 1055 pp. 661 Fig. Jena.
- Lundegårdh, H.** 1909, Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dikotylen Pflanzen. Svensk bot. Tidskr., Bd. 3, p. 78—124, Taf. 2—3.
- , 1910, Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Über Protoplasmastrukturen in Wurzelmeristemzellen von *Vicia Faba*. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 48, p. 285—378, Taf. 6—8. 5 Fig.
- , 1912, Chromosomen, Nucleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese. Cohn's Beiträge z. Biol. d. Pfl., Bd. 11, p. 373—542, Taf. 11—14.
- , 1913 a, Das Caryotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. Archiv f. Zellforsch., Bd. 9, p. 205—330, Taf. 17—19.
- , 1913 b, Die Morphologie des Kerns und der Teilungsvorgänge bei höheren Organismen. Arkiv f. Botan., Bd. 12, Nr. 8. 41 pp. 2 Taf. 2 Fig.
- , 1914 a, Zur Mechanik der Kernteilung. Svensk bot. Tidskr., Bd. 8, p. 161—180. 18 Fig.
- , 1914 b, Zur Kenntnis der heterotypischen Kernteilung. Archiv f. Zellforsch., Bd. 13, p. 145—157, Taf. 4.
- Lutz, A. M.** 1907, A preliminary note on the chromosomes of *Oenothera Lamarckiana* and one of its mutants, *O. gigas*. Science, N. S., vol. 26, p. 151—152.
- , 1908, Chromosomes of the somatic cells of the *Oenotheras*. Science, N. S., vol. 27, p. 335.
- , 1909, Notes on the first generation hybrid of *Oenothera lata* $\times$ *O. gigas*. Science, N. S., vol. 29, p. 263—267.
- , 1912, Triploid mutants in *Oenothera*. Biolog. Centralbl., Bd. 32, p. 385—435. 7 Fig.
- Mac Allister, F.** 1909, The development of the embryosac of *Smilacina stellata*. Bot. Gaz., vol. 48, p. 200—215, pl. 15.
- , 1913, Nuclear division in *Tetraspora lubrica*. Ann. of Botan., vol. 27, p. 681—696, pl. 56.
- *Mac Kenney, R. E.** 1898, Observations on the development of some embryosacs. Publ. Univ. Pennsylvan., N. S., vol. 5, p. 80ff.
- Magnus, W.** 1913 (unter Mitwirkung v. El. Werner). Die atypische Embryonalentwicklung der Podostemaceen. Flora, Bd. 105, p. 275—336, Taf. 11—14. 41 Fig.
- Maire, R.** 1902, Recherches cytologiques et taxinomiques sur les Basidiomycètes. Thèse Paris. 209 pp. 8 pl.
- , 1905 a, Recherches cytologiques sur quelques Ascomycètes. Annal. mycol., vol. 3, p. 123—154, Taf. 3—5.
- , 1905 b, La mitose hétérotypique et la signification des protochromosomes chez les Basidiomycètes. C. R. Soc. Biol. Paris, t. 58, p. 726—728.

- Maire, R. u. Tison, Ad.** 1909, La cytologie des Plasmodiophoracées et la classe des *Phytophaginae*. Annal. mycol. Bd. 7, p. 226—253, pl. 4—6.
- , —, 1911, Nouvelles recherches sur les Plasmodiophoracées. Annal. mycol., Bd. 9, p. 226—246, pl. 10—14.
- Malinowski, E.** 1913, Sur la division des noyaux dans les basides et sur le passage de la chromatine dans les spores chez *Cyathus olla* (Batsch). C. R. Soc. Scienc. Varsovie, vol. 6, p. 582—597. 2 Taf.
- Maneval, W. E.** 1914, The development of *Magnolia* and *Liriodendron*, including a discussion of the primitiveness of the *Magnoliaceae*. Bot. Gaz., vol. 57, p. 1—31, pl. 1—3.
- Marchal, Él. u. Em.** 1909, Aposporie et sexualité chez les Mousses II. Bull. Acad. roy. de Belgique (Cl. d. sc.), p. 1249—1288.
- , —, 1911, Aposporie et sexualité chez les Mousses III. Bull. Acad. roy. de Belgique (Cl. d. sc.), p. 750—778. 1 pl.
- , —, 1912, Recherches cytologiques sur le genre *Amblystegium*. Bull. Soc. roy. de Bot. de Belgique. T. 51 (vol. jubil.), p. 189—203. 1 pl.
- Martin, J. N.** 1914, Comparative morphology of some *Leguminosae*. Bot. Gaz., vol. 58, p. 154—167, pl. 8—11.
- Matschek, H.** 1910, Über Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Archiv f. Zellforsch., Bd. 5, p. 36—119, Taf. 4—8. 30 Fig.
- Merrell, W. D.** 1900, A contribution to the life history of *Silphium*. Bot. Gaz., vol. 29, p. 99—133, pl. 3—10.
- Merton, H.** 1908, Über den Bau und die Fortpflanzung von *Pleodorina illinoisensis*. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 90, p. 445—447, Taf. 27—28.
- Meyer, A.** 1908, Der Zellkern der Bakterien. Flora. Bd. 98, p. 335—340. 3 Fig.
- , —, 1912, Die Zelle der Bakterien, vergleichende und kritische Zusammenfassung unseres Wissens über die Bakterienzelle. 285 pp. 1 Taf. 34 Fig. Jena.
- Meyer, J.** 1915, Die *Crataegomespili* von Bronvaux. Zeitschr. induct. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 13, p. 193—233. 21 Fig.
- Meyer, K.** 1909, Untersuchungen über *Thismia clandestina*. Bull. Soc. imp. Natural. Moscou, N. Sér., t. 23, p. 1—18, Taf. 1—2.
- , 1911, Untersuchungen über den Sporophyt der Lebermoose. Bull. Soc. imp. Natural. Moscou, N. Sér., t. 25, p. 263—286, Taf. 7. 22 Fig.
- Mitzkewitsch, L.** 1898, Über die Kernteilung bei *Spirogyra*. Flora, Bd. 85, p. 81—124, Taf. 5.
- Miyake, K.** 1901, The fertilization of *Pythium de Baryanum*. Ann. of Botan., vol. 15, p. 653—667, pl. 36.
- , 1903a, On the development of the sexual organs and fertilization in *Picea excelsa*. Ann. of Botan., vol. 17, p. 351—372, pl. 16—17.
- , 1903b, Contributions to the fertilization and embryogeny of *Abies balsamea*. Beih. botan. Centralbl., Bd. 14, p. 134—144, Taf. 6—8.
- , 1905, Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 42, p. 83—120, Taf. 3—5.
- , 1911, The development of the gametophytes and embryogeny in *Cunninghamia sinensis*. Beih. botan. Centralbl., Abt. 1, Bd. 27, p. 1—25, pl. 1—5. 2 Fig.
- Miyake, K. u. Yasui, K.** 1911, On the gametophytes and embryo of *Pseudolarix*. Ann. of Botan., vol. 25, p. 639—647, pl. 48.
- Moll, J. W.** 1893, Observations on karyokinesis in *Spirogyra*. Verh. K. Akad. Wetensch. Amsterdam. 2. Sect., deel. 1, No. 9. 36 pp. 2 pl.
- Montgomery, Th. H. jun.** 1910, On the dimegalous sperm and chromosomal variation of *Euschistus*, with reference to chromosome continuity. Archiv f. Zellforsch., Bd. 5, p. 120—145, pl. 9—10. 1 Fig.

- Moore, A. C.** 1903, The mitoses in the spore mother-cell of *Pallavicinia*. Bot. Gaz., vol. 36, p. 384—388. 6 Fig.
- , 1905, Sporogenesis in *Pallavicinia*. Bot. Gaz., vol. 40, p. 81—96, pl. 3—4.
- *Moreau, F.** 1913a, Recherches sur la reproduction des Mucorinées et de quelques autres Thallophtyes. Thèse Paris. 136 pp. 14 pl.
- , 1913b, Les phénomènes de la karyokinèse chez les Urédinées. Bull. Soc. bot. France, t. 60, p. 138—141.
- , 1914, La mitose hétérotypique chez les Urédinées. Bull. Soc. Bot. France, t. 61, p. 70—74.
- Mottier, D. M.** 1897, Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 30, p. 169—204, Taf. 3—5.
- , 1900, Nuclear and cell division in *Dictyota dichotoma*. Ann. of Botan., vol. 14, p. 163—192, pl. 11.
- , 1914, Mitosis in the pollen mother-cells of *Acer Negundo* L. and *Staphylaea trifolia* L. Ann. of Botan., vol. 28, p. 115—133, pl. 9—10.
- Mücke, M.** 1908, Zur Kenntnis der Eientwicklung und Befruchtung von *Achlya polyandra* de Bary. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 26a, p. 367—378, Taf. 6.
- Müller, Cl.** 1910, Über karyokinetische Bilder in den Wurzelspitzen von *Yucca*. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 47, p. 99—117, Taf. 1—3.
- , 1912, Kernstudien an Pflanzen. I u. II. Archiv f. Zellforschg., Bd. 8, p. 1—51, Taf. 1—2.
- Murbeck, Sv.** 1901, Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchimilla*. Lunds Univers. Årsskr., Bd. 36, Afd. 2, No. 7 (K. Fysiograf. Sällsk. Handl. Bd. 11, No. 7). 46 pp. 6 Taf.
- , 1902, Über die Embryologie von *Ruppia rostellata* Koch. K. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 36, No. 5. 21 pp. 3 Taf.
- Murrill, W. A.**, The development of the archegonium and fertilization in the Hemlock-Spruce (*Tsuga canadensis* Carr.). Ann. of Botan., vol. 14, p. 583—607, pl. 31—32.
- Nachtsheim, H.** 1913, Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Arch. f. Zellforschg., Bd. 11, p. 169—241, Taf. 7—10. 1 Tab. 6 Fig.
- Nakao, M.** 1911, Cytological studies on the nuclear division of the pollen mother-cells of some cereals and their hybrids. Journ. college Agric. Tohoku imp. Univ. Sapporo, vol. 4, pt. 3, p. 173—190, pl. 10—13.
- Nawaschin, S.** 1909, Näheres über die Bildung der Spermakerne bei *Lilium Martagon*. Ann. jard. botan. Buitenzorg, Suppl. III (Festschr. f. Treub), p. 871—904, Taf. 33—34.
- , 1911, Über eine Art der Chromatindiminution bei *Tradescantia virginica* (V. M.). Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 29, p. 437—449, Taf. 16.
- , 1912 (Russisch). Bull. Acad. Imp. Sc. St. Petersburg, Nr. 4, p. 373—285. 5 Fig. 2 Tab. 3 Diagr.
- Němec, B.** 1910a, Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. 532 pp. 5 Taf. 119 Fig. Berlin.
- , 1910b, Über die Kernteilung bei *Cladophora*. Bull. intern. Acad. Sc. Bohême, Bd. 15, p. 1—6. 1 Taf.
- , 1912, Über die Befruchtung bei *Gagea*. Bull. intern. Acad. Sc. Bohême, Bd. 17, p. 1—17. 19 Fig.
- v. Neuenstein, H.** 1914, Über den Bau des Zellkerns bei den Algen und seine Bedeutung für ihre Systematik. Archiv f. Zellforschg., Bd. 13, p. 1—91. 20 Fig.

- Nichols, M. L.** 1908, The development of the pollen of *Sarracenia*. Bot. Gaz., vol. 45, p. 31—44, pl. 5.
- Nichols, S. P.** 1905, The nature and origin of the binucleated cells in some Basidiomycetes. Transact. Wisc. Acad. Scienc. Arts and Letters, vol. 15, p. 30—70, pl. 4—6.
- Nienburg, W.** 1910, Die Oogonentwicklung bei *Cystosira* und *Sargassum*. Flora, Bd. 101, p. 167—180, Taf. 1—2. 9 Fig.
- Nitzschke, J.** 1914, Beiträge zur Phylogenie der Monokotylen, gegründet auf der Embryosackentwicklung apokarper Nymphaeaceen und Helobien. Cohn's Beitr. Biol. d. Pflanz., Bd. 12, p. 223—267. 26 Fig.
- Norén, C. O.** 1907, Zur Entwicklungsgeschichte des *Juniperus communis*. Upsala Univ. Årsskr. Math. och naturvet. 1. 64 pp. 4 Taf.
- Olive, E. W.** 1905, Mitotic division of the nuclei of the Cyanophyceae. Beih. bot. Centralbl., Abt. 1, Bd. 18, p. 9—44, Taf. 1—2.
- , 1906, Cytological studies on the *Entomophthoraceae*. Bot. Gaz., vol. 41, p. 192—208, 229—261, pl. 14—16.
- , 1907, Cell and nuclear division in *Basidiobolus*. Annal. mycol., vol. 5, p. 404—418, pl. 10.
- , 1908, Sexual cell fusions and vegetative nuclear divisions in the rusts. Ann. of Botan., vol. 22, p. 331—360, pl. 22.
- Osawa, J.** 1912, Cytological and experimental studies in *Citrus*. Journ. College Agric. Imp. Univ. Tokyo, vol. 4, p. 83—116, pl. 8—12. 1 Fig.
- , 1913a, Studies on the cytology of some species of *Taraxacum*. Archiv f. Zellforsch., Bd. 10, p. 450—469, pl. 37—38.
- *—, 1913b, On the development of the pollen-grain and embryo-sac of *Daphne*, with special reference to the sterility of *Daphne odora*. Journ. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo, vol. 4, p. 237—264, pl. 25—27.
- Osborn, B.** 1911, *Spongospora subterranea* (Wallroth) Johnson. Ann. of Botan., vol. 25, p. 327—341, pl. 27.
- Osterwalder, A.** 1910, Blütenbiologie, Embryologie und Entwicklung der Frucht unserer Kernobstbäume. Landwirtsch. Jahrb., Bd. 39, p. 917—998, Taf. 25—29.
- Overton, E.** 1893, Über die Reduktion der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschr. Naturf. Gesellsch. Zürich, Bd. 38, p. 169—186.
- Overton, J. B.** 1904, Über Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens* (V. M.). Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 22, p. 274—283, Taf. 15.
- , 1905, Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 42, p. 121—153, Taf. 6—7.
- , 1906, The morphology of the ascocarp and spore formation in the many-spored asci of *Thecothecus Pelletieri*. Bot. Gaz., vol. 42, p. 450—492, pl. 29—30.
- , 1909, Organization of nuclei in pollen-mothercells. Ann. of Botan., vol. 23, p. 19—61, pl. 1—3.
- Pace, L.** 1907, Fertilization in *Cypripedium*. Bot. Gaz., vol. 44, p. 353—374, pl. 24—27. 1 Fig.
- , 1909, The gametophytes of *Calopogon*. Bot. Gaz., vol. 48, p. 126—137, pl. 7—9.
- , 1912, *Parnassia* and some allied genera. Bot. Gaz., vol. 54, p. 306—329, pl. 14—17.
- , 1913, Apogamy in *Atamosco*. Bot. Gaz., vol. 56, p. 376—394, pl. 13—14.
- , 1914, Two species of *Gyrostachys*. Baylor Univ. Bull., vol. 17, p. 2—16. 1 pl.
- Pavillard, J.** 1910, Etat actuel de la Protistologie végétale. Progr. rei bot., Bd. 3, p. 474—544.

- Pearson, H. H. W.** 1909, Further observations on *Welwitschia*. Philosoph. Transact. Roy. Soc. London. B., vol. 200, p. 331—402, pl. 22—30.
- , 1912, On the microsporangium and microspore of *Gnetum*, with some notes on the structure of the inflorescence. Ann. of Botan., vol. 26, p. 603—620, pl. 60—61. 6 Fig.
- Petri, L.** 1902, La formazione delle spore nell'*Hydnangium carneum* Wallr. N. Giorn. Bot. Ital., vol. 9, p. 499—514, tav. 14.
- Pfitzer, E.** 1903, Orchidaceae-Pleonandrae. Pflanzenreich, Heft 12 (IV. 50). 132 pp. 41 Fig. Leipzig.
- Picard, M.** 1913, A bibliography of works on meiosis and somatic mitosis in Angiosperms. Bull. Torrey bot. Club, vol. 40, p. 575—590.
- Pinoy, E.** 1907, Rôle des bactéries dans le développement de certains Myxomycètes. Ann. Inst. Pasteur, t. 21, p. 622—656, 686—700, pl. 13—16.
- Poirault, G. u. Raciborski, M.** 1895a, Les phénomènes de karyokinèse dans les Uredinées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 121, p. 178—180.
- , —, 1895b, Sur les noyaux des Uredinées. C. R. Ac. Sc. Paris, t. 121, p. 308—310.
- Prowazek, S.** 1905, Über den Erreger der Kohlhernie *Plasmiodiophora Brassicae* Woronin und die Einschlüsse in den Carcinomzellen. Arbeit. K. Gesundheitsamt. Berlin, Bd. 22, p. 396—410. Taf. 7.
- vom Rath, O.** 1894, Über die Konstanz der Chromosomenzahl bei Tieren. Biolog. Centralbl., Bd. 14, p. 449—471. 19 Fig.
- Reichenow, E.** 1909, Untersuchungen an *Haematococcus pluvialis* nebst Bemerkungen über andere Flagellaten. Arb. K. Gesundheitsamt. Berlin, Bd. 33, p. 1—45, Taf. 1—2. 5 Fig.
- Renner, O.** 1914, Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. Flora, Bd. 107, p. 115—150, Taf. 12—13. 15 Fig.
- Reuter, E.** 1909, Merokinesis, ein neuer Kernteilungsmodus. Acta Soc. Scient. Fennicae, t. 37, No. 7. 52 pp. 40 Fig. Helsingfors.
- Robertson, A.** 1904, Studies in the morphology of *Torreyia californica*. II. The sexual organs and fertilization. New Phytol., vol. 3, p. 205—216, pl. 7—9.
- Rosen, F.** 1896, Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. III. Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben. Cohn's Beitr. z. Biolog. d. Pflanz., Bd. 7, p. 225—312, Taf. 3—5.
- Rosenberg, O.** 1899, Physiologisch-cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia*. (Diss. Bonn.) 126 pp. 2 Taf. Upsala.
- , 1901, Über die Pollenbildung von *Zostera*. 21 pp. 9 Fig. Upsala.
- , 1903, Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 21, p. 110—119. Taf. 7.
- , 1904a, Über die Tetradenteilung eines *Drosera*-Bastardes. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 22, p. 47—53, Taf. 4.
- , 1904b, Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora, Bd. 93, p. 251—259. 7 Fig.
- , 1905, Zur Kenntnis der Reduktionsteilung im Pflanzenreiche. Bot. Notis., p. 1—24. 14 Fig.
- , 1906, Über die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 24, p. 157—161, Taf. 11.
- , 1907, Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. Bot. Tidsskr., Bd. 28, p. 143—170, Taf. 1—2.
- , 1909a, Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen. Svensk bot. Tidsskr., Bd. 3, p. 64—77, Taf. 1.

- Rosenberg, O.** 1909b, Über die Chromosomenzahlen bei *Taraxacum* und *Rosa*. Svensk bot. Tidskr., Bd. 3, p. 150—162. 7 Fig.
- , 1909c, Über den Bau des Ruhekerne. Svensk bot. Tidskr., Bd. 3, p. 163—173. Taf. 5.
- , 1909d, Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* $\times$ *rotundifolia*. K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., Bd. 43, No. 11. 65 pp. 4 Taf. 33 Fig.
- , 1912, Über die Apogamie bei *Chondrilla juncea*. Svensk bot. Tidskr., Bd. 6, p. 915—919. 11 Fig.
- Roth, F.** 1906, Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Rumex*. (Diss. Bonn.) Verh. naturh. Ver. Preuß. Rheinl. u. Westf., Bd. 63, p. 327—360, Taf. 1.
- Ruhland, W.** 1901, Zur Kenntnis der intracellularen Karyogamie bei den Basidiomyceten. Bot. Ztg., Bd. 59, 1. Abt., p. 187—206, Taf. 7.
- , 1903, Studien über die Befruchtung der *Albugo Lepigonii* und einiger Peronosporaeen. (Hab.-Schr. Berlin.) Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 39, p. 135—166, Taf. 2—3.
- Saame, O.** 1906, Über Kernverschmelzung bei der karyokinetischen Kernteilung im protoplasmatischen Wandbelag des Embryosacks von *Fritillaria imperialis*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 24, p. 300—303, Taf. 14.
- Sakamura, T.** 1914, Studien über Kernteilung bei *Vicia Cracca* L. Tokyo Bot. Mag., vol. 28, p. 131—147, pl. 2.
- Samuels, J. A.** 1912, Études sur le développement du sac embryonnaire et sur la fécondation du *Gunnera macrophylla* Bl. Archiv f. Zellforschg., Bd. 8, p. 52—120, Taf. 3—5. 23 Fig.
- Samuelsson, G.** 1913, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen. Svensk bot. Tidskr., Bd. 7, p. 97—188. 17 Fig.
- , 1914, Über die Pollenentwicklung von *Anona* und *Aristolochia* und ihre systematische Bedeutung. Svensk bot. Tidskr., Bd. 8, p. 181—189. 3 Fig.
- Sands, M. C.** 1907, Nuclear structure and spore formation in *Microsphaera Abii*. Transact. Wisc. Acad. scienc., arts and letters, vol. 15, p. 733—752, pl. 46.
- Sappin-Trouffy, P.** 1896, Recherches histologiques sur la famille des Urédinées. Botaniste, Sér. 5, p. 59—244. 70 Fig.
- Sauer, L. W.** 1910, Nuclear divisions in the pollen mother-cells of *Concallaria majalis* L. Ohio Natural., vol. 9, p. 497—505, pl. 24—25.
- Saunders, E. R.** 1913, On the mode of inheritance of certain characters in double throwing stocks. A reply. Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 10, p. 297—310.
- *Saxton, W. T.** 1907, On the development of the ovule and embryosac in *Cassia tomentosa* Lamb. Transact. South afric. phil. Soc., vol. 18, p. 1—5, pl. 1—2.
- , 1909, Preliminary account of the development of the ovule, gametophytes and embryo of *Widdringtonia cupressoides*. Bot. Gaz., vol. 48, p. 161—178, pl. 11. 3 Fig.
- , 1913a, Contributions to the life-history of *Actinostrobus pyramidalis* Miqu. Ann. of Botan., vol. 27, p. 321—345, pl. 25—28.
- , 1913b, Contributions to the life-history of *Tetraclinis articulata* Masters, with some notes on the phylogeny of the Cupressoideae and Callitroideae. Ann. of Botan., vol. 27, p. 577—605, pl. 44—46. 9 Fig.
- Schadowsky, A.** 1911, Beiträge zur Embryologie der Gattung *Epirrhizantes* Bl. Biolog. Zeitschr. Moskau, vol. 2, p. 28—55. 2 Taf. (Russisch mit deutschem Résumé.)

- Schaffner, J. H.* 1898, Karyokinesis in the root-tips of *Allium Cepa*. Bot. Gaz., vol. 26, p. 225—238, pl. 21—22.
- , 1901, A contribution to the life history and cytology of *Erythronium*. Bot. Gaz., vol. 31, p. 369—387, pl. 4—9.
- , 1909, The reduction division in the microsporocytes of *Agave virginica*. Bot. Gaz., vol. 47, p. 198—214, pl. 12—14.
- Schmid, E.* 1906, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae*. (Diss. Zürich.) Beih. bot. Centralbl., Abt. 1, Bd. 20, p. 175—299, Taf. 11—12. 58 Fig.
- Schneider, H.* 1913, Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Thelygonum Cynocrambe* L. (Diss. Bonn.) Flora, Bd. 106, p. 1—41. 23 Fig.
- Schniewind-Thies, J.* 1901, Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. 34 pp. 5 Taf. Jena.
- Schottländer, P.* 1892, Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen. Cohn's Beitr. z. Biolog. d. Pflanz., Bd. 6, p. 267—304, Taf. 4—5.
- Schürhoff, P. N.* 1913, Karyomerenbildung in den Pollenkörnern von *Hemerocallis fulva*. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 52, p. 405—409, Taf. 5.
- Schwartz, E. J.* 1914, The *Plasmodiophoraceae* and their relationship to the *Mycetozoa* and the *Chytrideae*. Ann. of Botan., vol. 28, p. 227—240, pl. 12.
- Serguéeff, M.* 1907, Contribution à la morphologie et la biologie des Aponogétonacées. Thèse Genève. 132 pp. 78 Fig. 5 Phot.
- Servettaz, C.* 1909, Monographie des Eléagnacées. Beih. botan. Centralbl., Abt. 2, Bd. 25, p. 1—420. 155 Fig.
- Sharp, L. W.* 1914, Maturation in *Vicia* (Pr. N.). Bot. Gaz., vol. 57, p. 531.
- Shibata, K.* 1902, Cytologische Studien über die endotrophe Mykorrhiza. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 37, p. 643—684, Taf. 14—15.
- Shibata, K.* u. *Miyake, K.* 1908a, Studien über Parthenogenesis bei Pflanzen. Tokyo Bot. Magaz., vol. 22, p. (281)—(304). Japanisch.
- , —, 1908b, Über Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata*. V. M. Tokyo Bot. Magaz., vol. 22, v. 141—143, Taf. 6.
- Shreve, F.* 1906, The development and anatomy of *Sarracenia purpurea*. Bot. Gaz., vol. 42, p. 107—126, pl. 3—5.
- Shull, G. H.* 1914, Sex-limited inheritance in *Lychnis dioica* L. Zeitschr. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 12, p. 265—302. 5 Fig.
- **Sigrianski, A.* 1913, Quelques observations sur l'*Ephedra helvetica* Mey. Univ. Genève Instit. bot., Sér. 8, Fasc. 10. 62 pp.
- Smith, Fr. G.* 1907, Morphology of the trunk and development of the microsporangium of *Cycads*. Bot. Gaz., vol. 43, p. 187—204, pl. 10.
- Smith, W. R.* 1898, A contribution to the life history of the *Pontederiaceae*. Bot. Gaz., vol. 25, p. 324—337, pl. 19—20.
- Stevens, F. L.* 1899, The compound oosphere of *Albugo Bliti*. Bot. Gaz., vol. 28, p. 149—176, 225—245, pl. 11—15.
- , 1902, Studies in the fertilization of Phycomycetes. *Sclerospora graminicola* (Sacc.) Schroet. Bot. Gaz., vol. 34, p. 420—425, pl. 17.
- Stevens, N. E.* 1912, Observations on heterostylous plants. Bot. Gaz., vol. 53, p. 277—308, pl. 21—23.

- Stevens, W. C.** 1898, Über Chromosomenteilung bei der Sporenbildung der Farne. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 16, p. 261—265, Taf. 15.
- Stomps, Th. J.** 1910, Kerndeeling en synapsis bij *Spinacia oleracea* L. Diss. Amsterdam. 162 pp. 3 Taf.
- , 1912a, Die Entstehung von *Oenothera gigas* de Vries. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 30, p. 406—416.
- , 1912b, Mutation bei *Oenothera biennis* L. Biolog. Centralbl., Bd. 32, p. 521—535. 1 Taf. 1 Fig.
- , 1914, Parallele Mutationen bei *Oenothera biennis* L. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 32, p. 179—188.
- Stout, A. B.** 1913, The individuality of the chromosomes and their serial arrangement in *Carex aquatilis*, Bd. 9, p. 114—140, pl. 11—12.
- Strasburger, E.** 1882, Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 21, p. 476—590, Taf. 25—27.
- , 1888, Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung. Histol. Beitr. Heft 1. 186 pp. 3 Taf. Jena.
- , 1892, Über das Verhalten des Pollens und der Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen. Histol. Beitr. Heft 4, p. 1—46. 2 Taf. Jena.
- , 1894a, The periodic reduction of the number of the chromosomes in the life-history of living organisms. Ann. of Botan., vol. 8, p. 281—316.
- , 1894b, Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biolog. Centralbl., Bd. 14, p. 817—838, 849—866.
- , 1897, Kernteilung und Befruchtung bei *Fucus*. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 30, p. 197—220, Taf. 17—18.
- , 1899, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Histol. Beitr., Heft 6. 224 pp. 4 Taf. Jena.
- , 1901, Einige Bemerkungen zu der Pollenbildung bei *Asclepias*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 19, p. 450—461, Taf. 24.
- , 1902, Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 37, p. 477—526, Taf. 9—11.
- , 1904a, Anlage des Embryosackes und Prothalliumbildung bei der Eibe nebst anschließenden Erörterungen. (Festschrift f. Haeckel), Denkschr. naturw. Gesellsch. Jena, Bd. 11, p. 1—16, Taf. 1—2.
- , 1904b, Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 41, p. 88—164, Taf. 1—4.
- , 1904c, Über Reduktionsteilung. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin, physik.-math. Kl., Bd. 18, p. 587—614. 9 Fig. u. Fig. A—F.
- , 1905a, Die Samenanlage von *Drimys Winteri* und die Endospermabildung bei Angiospermen. Flora, Bd. 95, p. 215—231, Taf. 7—8.
- , 1905b, Typische und allotypische Kernteilung. Ergebnisse und Erörterungen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 42, p. 1—71, Taf. 1.
- , 1906, Die Ontogenie der Zelle. Progr. rei botan., Bd. 1, p. 1—138. 40 Fig.
- , 1907a, Apogamie bei *Marsilia*. Flora, Bd. 97, p. 123—191, Taf. 3—8.
- , 1907b, Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 44, p. 482—555, Taf. 5—7. 1 Fig.
- , 1908a, Einiges über Characeen und Amitose. Festschrift f. Wiesner, p. 24—47, Taf. 1. Wien.
- , 1908b, Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 45, p. 479—570, Taf. 1—3.

- Strasburger, E.** 1909a, Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histol. Beiträge, Heft 7. 124 pp. 3 Taf. Jena.
- , 1909b, Die Chromosomenzahlen der *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey. Ann. jard. bot. Buitenzorg, 3. Suppl. (Festschrift f. Treub.), p. 13—18. 3 Fig.
- , 1910a, Chromosomenzahl. Flora, Bd. 100, p. 398—446, Taf. 6.
- , 1910b, Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 47, p. 245—288, Taf. 7—10.
- , 1910c, Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 48, p. 427—520, Taf. 9—10.
- , 1911, Kernteilungsbilder bei der Erbse. Flora, Bd. 102, p. 1—23, Taf. 1.
- Strasburger, E.** u. **Koernicke, M.** 1913, Das botanische Praktikum. 5. Aufl. 860 pp. 246 Fig. Jena.
- Sturtevant, A. H.** 1915, The behavior of the chromosomes as studied through linkage. Zeitschr. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre Bd. 13, p. 234—287.
- Svedelius, N.** 1911, Über den Generationswechsel bei *Delesseria sanguinea*. Svensk bot. Tidskr., Bd. 5, p. 260—324, Taf. 2—3. 16 Fig.
- , 1914, Über die Tetradenteilung in den vierkernigen Tetrasporangiumanlagen bei *Nitophyllum punctatum*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 32, p. 48—57, Taf. 1.
- Swingle, W. F.** 1897, Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilung bei den Sphacelariaceen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 30, p. 297—350, Taf. 15—16.
- Sykes, M. G.** 1908a, Nuclear division in *Funkia*. Archiv f. Zellforschg., Bd. 1, p. 380—398, pl. 8—9. 1 Fig.
- , 1908b, Note on the number of the somatic chromosomes in *Funkia*. Arch. f. Zellforschg., Bd. 1, p. 525—527, Taf. 16.
- , 1909, Note on the nuclei of some unisexual plants. Ann. of Botan., vol. 23, p. 341.
- Tahara, M.** 1910a, Über die Zahl der Chromosomen von *Crepis japonica* Benth., Tokyo Botan. Magaz., vol. 24, p. 23—27, pl. 2.
- , 1910b, Über die Kernteilung bei *Morus*. Tokyo Botan. Magaz., vol. 24, p. 281—289, pl. 9.
- Tahara, M.** u. **Ishikawa, M.** 1911, The number of chromosomes of *Crepis lanceolata*, var. *platyphyllum*. Tokyo Botan. Magaz., vol. 25, p. (119)—(120). 6 Fig. (Japan.)
- Tannert, P.** 1905, Entwicklung und Bau von Blüte und Frucht von *Avena sativa* L. Diss. Zürich. 52 pp. 1 Taf. 12 Fig.
- Timberlake, H. G.** 1901, Development and structure of the swarm-spores of *Hydrodictyon*. Transact. Wisc. Acad. Science, arts and letters, vol. 13, p. 486—522, pl. 29—30.
- Tischler, G.** 1900, Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samenschale von *Corydalis cava*. Verh. naturhistor.-med. Ver. Heidelberg. N. F. Bd. 6, p. 351—380, Taf. 8—9.
- , 1906a, Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 42, p. 545—578, Taf. 15.
- , 1906b, Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen *Bryonia*-Bastard. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 24, p. 83—96, Taf. 7.
- , 1907, Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. (V. M.) Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 25, p. 376—383.
- , 1908, Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellforschg., Bd. 1, p. 33—151. 120 Fig.
- , 1910, Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens I. Archiv f. Zellforschg., Bd. 5, p. 622—670, Taf. 30—31. 4 Fig.

- Tischler, G.** 1912, Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermenfrüchten. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 52, p. 1—84, Taf. 1—2. 30 Fig.
- Tournois, J.** 1914, Études sur la sexualité du Houblon. Annal. scienc. natur., Sér. 9, t. 19, p. 49—191, pl. 6—10. 23 Fig.
- Tröndle, A.** 1911, Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von *Spirogyra* und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Botan., Bd. 3, p. 593—619, Taf. 5. 20 Fig.
- Trow, A. H.** 1899, Observations on the biology and cytology of a new variety of *Achlya Americana*. Ann. of Botan., vol. 13, p. 131—179, pl. 8—10.
- , 1901, Observations on the biology and cytology of *Pythium ultimum* n. sp. Ann. of Botan., vol. 15, p. 269—312, pl. 15—16.
- , 1904, On fertilization in the *Saprolegniaceae*. Ann. of Botan. vol. 18, p. 541—569, pl. 34—36.
- Tschernoyarow, M.** 1914, Über die Chromosomenzahl und besonders beschaffene Chromosomen im Zellkerne von *Najas major*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 32, p. 411—416, Taf. 10.
- della Valle, P.** 1909, L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi. Archiv. zoolog., vol. 4, p. 1—177, Tav. 1.
- , 1911, La continuità delle forme di divisione nucleare ed il valore morfologico dei cromosomi. Archiv. zoolog., vol. 5, p. 119—200, Tav. 9—10. 1 Fig.
- , 1912, La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico. Archiv. zool. Italian., vol. 6, p. 37—321, Tav. 4—5. 75 Fig. 9 Diagr.
- , 1913, Die Morphologie des Zellkerns und die Physik der Kolloide. Zeitschr. f. Chemie u. Industrie d. Kolloide, Bd. 12, p. 12—16.
- Velser, J.** 1913, Zur Entwicklungsgeschichte von *Akebia quinata* Dec. Diss. Bonn. 26 pp. 1 Taf.
- de Vries, H.** 1913, Gruppenweise Artbildung. 365 pp. 22 Taf. 121 Fig. Berlin.
- Wager, H.** 1893, On nuclear division in the Hymenomycetes. Ann. of Botan., vol. 7, p. 489—514, pl. 24—26.
- , 1894, On the presence of the centrospheres in *Fungi*. Ann. of Botan., vol. 8, p. 321—334, pl. 17.
- , 1896, On the structure and reproduction of *Cystopus candidus* Lévy. Ann. of Botan., vol. 10, p. 295—342, pl. 15—16.
- , 1911, Chromosome reduction in the Hymenomycetes. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sc. Sheffield, p. 775—776.
- , 1913, The life-history and cytology of *Polyphagus Euglenae*. Ann. of Botan., vol. 27, p. 173—202, pl. 16—19.
- Wefelscheid, G.** 1911, Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der dikotylen Angiospermen. Diss. Bonn. 50 pp. 1 Taf.
- Weinzieher, S.** 1914, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Xyris indica* L. Flora, Bd. 106, p. 393—432, Taf. 6—7. 10 Fig.
- Went, F. A. F. C.** 1910, Untersuchungen über Podostemaceen. Verh. K. Akad. Wetensch. Amsterd., 2. sect., t. 16, No. 1. 88 pp. 15 Taf.
- Went, F. A. F. C. u. Blaauw, A. H.** 1905, A case of apogamy with *Dasytirion acrotrichum* Zucc. Rec. Trav. Bot. Néerl., vol. 2, p. 228—234, Taf. 5.
- White, O. E.** 1913, The bearing of teratological development in *Nicotiana* on theories of heredity. Americ. Natural., vol. 47, p. 206—228.
- Williams, L.** Studies in the Dictyotaceae. Ann. of Botan., vol. 18, p. 141—160, 183—204, pl. 9—10, 12—14.

- Wilson, E. B.** 1913, Heredity and microscopical research. Science. N. S., vol. 37, p. 814—826. 3 Fig.
- Wilson, M.** 1909, On spore formation and nuclear division in *Mnium hornum*. Ann. of Botan., vol. 23, p. 141—157, pl. 10—11.
- , 1911, Spermatogenesis in the *Bryophyta*. Ann. of Botan., vol. 25, p. 415—457, pl. 37—38. 3 Fig.
- Winge, Ö.** 1912, Cytological studies in the *Plasmodiophoraceae*. Arkiv f. Botan., vol. 12, No. 9. 39 pp. 3 pl.
- , 1914, The pollination and fertilization processus in *Humulus Lupulus* L. and *H. Japonicus* Sieb. et Zucc. C. R. Trav. Lab. Carlsberg, vol. 11, p. 1—46. 2 pl. 22 Fig.
- Winkler, Hans** 1906, Über Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey. Ann. jard. bot. Buitenzorg, vol. 20, p. 208—276, pl. 20—23.
- , 1908, Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progr. rei botan., Bd. 2, p. 293—454. 14 Fig.
- , 1910a, Über die Nachkommenschaft der Solanum-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Zeitschr. f. Botan., Bd. 2, p. 1—38.
- , 1910b, Über das Wesen der Pfropfbastarde. V. M. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 28, p. 116—118.
- Wirz, H.** 1910, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Sciaphila spec.* und von *Epirrhanthes elongata* Bl. Flora, Bd. 101, p. 395—446, Taf. 4. 22 Fig.
- van Wisselingh, C.** 1898, Über den Nucleolus von *Spirogyra*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. Bot. Ztg., Bd. 56, Abt. 1, p. 195—226, Taf. 10.
- , 1900, Über Kernteilung bei *Spirogyra*. Flora, Bd. 87, p. 355—386, Taf. 15.
- , 1907, Über die Karyokinese bei *Oedogonium*. Beih. Bot. Centralbl., Abt. 1, Bd. 23, p. 137—156, Taf. 12.
- , 1910, On the structure of the nucleus and karyokinesis in *Closterium Ehrenbergii* Men. Proceed. K. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, p. 365—375.
- van Wisselingh, C.** 1912, Über die Kernstruktur und Kernteilung bei *Closterium*. Beih. botan. Centralbl., Abt. 1, Bd. 29, p. 409—432, Taf. 10.
- , 1913, Die Kernteilung bei *Eunotia major* Rabenh. Flora, Bd. 105, p. 265—273, Taf. 10.
- Wolfe, J. J.** 1904, Cytological studies on *Nemalion*. Ann. of Botan., vol. 18, p. 607—630, pl. 40—41. 1 Fig.
- Woodburn, W. L.** 1911, Spermatogenesis in certain Hepaticae. Ann. of Botan., vol. 25, p. 299—313, pl. 25.
- , 1913, Spermatogenesis in *Blasia pusilla* L. Ann. of Botan., vol. 27, p. 93—101, pl. 11.
- Wóycicki, Z.** 1906, Über die Einwirkung des Äthers und des Chloroforms auf die Teilung der Pollen-Mutterzellen und deren Produkte bei *Larix dahurica*. Bull. acad. d. scienc. Cracovie, Cl. d. scienc. math. et nat., p. 506—553, pl. 16—18.
- , 1911, Die Endphasen der Pollenentwicklung bei *Yucca recurva* Salisb. Sitz.-Ber. Warschauer Gesellsch. d. Wiss., p. 17—23.
- Wylie, R. B.** 1904, The morphology of *Elodea canadensis*. Bot. Gaz., vol. 37, p. 1—22, pl. 1—4.
- Yamanouchi, Sh.** 1901, Einige Beobachtungen über die Centrosomen in den Pollenmutterzellen von *Lilium longiflorum*. V. M. Beih. botan. Centralbl., Bd. 10, p. 301—304. 1 Taf.
- , 1906, The life history of *Polysiphonia violacea*. Bot. Gaz., vol. 42, p. 401—449, pl. 19—28.

- Yamanouchi, Sh.* 1907, Apogamy in *Nephrodium*. (N. Pr.) Bot. Gaz., vol. 44, p. 142—146.
- , 1909a, Mitosis in *Fucus*. Bot. Gaz., vol. 47, p. 173—197, pl. 8—9.
- , 1909b, Cytology of *Cutleria* and *Aglaosonia*. (A preliminary paper.) Bot. Gaz., vol. 48, p. 380—386.
- , 1910, Chromosomes in *Osmunda*. Bot. Gaz., vol. 49, p. 1—12, pl. 1.
- , 1913a, *Hydrodictyon africanum*, a new species. Bot. Gaz., vol. 55, p. 74—79. 6 Fig.
- , 1913b, The life history of *Zanardinia*. Bot. Gaz., vol. 56, p. 1—35, pl. 1—4. 24 Fig.
- Yasui, K.* 1911, On the life history of *Salvinia natans*. Ann. of Botan., vol. 25, p. 469—483, pl. 41—43. 1 Fig.
- York, H. H.* 1913, The origin and development of the embryosac and embryo of *Dendrophthora opuntoides* and *D. gracile*. I, II. Bot. Gaz., vol. 56, p. 89—111, 200—216, pl. 5—7.

Die Süßwasser-Flora

Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz.

Bearbeitet von

Prof. Dr. G. Beck R. v. Mannagetta und Lerchenau (Prag), Dr. O. Borge (Stockholm), J. Brunnthaler (Wien), Dr. W. Heering (Hamburg), Prof. Dr. Kolkwitz (Berlin), Dr. E. Lemmermann (Bremen), Dr. J. Lütkenmüller (Baden bei Wien), W. Mönkemeyer (Leipzig), Prof. Dr. W. Migula (Eisenach), Dr. M. v. Minden (Hamburg), Dr. A. Pascher (Prag), Prof. Dr. V. Schiffner (Wien), Prof. Dr. A. J. Schilling (Darmstadt), H. v. Schönfeldt (Eisenach), C. H. Wernstorff (Friedenau bei Berlin), Professor Dr. J. N. F. Wille (Christiania), Kustos Dr. A. Zahlbruckner (Wien).

Herausgegeben von

Prof. Dr. A. Pascher,
Prag.

Einteilung:

- *Heft 1: **Flagellatae I.** (Farblose Flagellaten.) Allgemeiner Teil von A. Pascher; *Pentostomonadinae, Protomonadinae* von E. Lemmermann. Mit 252 Abbildungen im Text. (IV, 138 S.) 1914.
Preis: 3 Mark 50 Pf., geb. 4 Mark.
- *Heft 2: **Flagellatae II.** *Chrysomonadinae, Cryptomonadinae, Eugleninae, Chloromonadinae* und gefärbte Flagellaten unsicherer Stellung. Von A. Pascher und E. Lemmermann. Mit 398 Abbildungen im Text. (IV, 192 S.) 1913. Preis: 5 Mark, geb. 5 Mark 50 Pf.
- *Heft 3: **Dinoflagellatae (Peridineae) (Flagellatae III).** Von A. J. Schilling. Mit 69 Abbildungen im Text. (IV, 66 S.) 1913.
Preis: 1 Mark 80 Pf., geb. 2 Mark 30 Pf.
- Heft 4: **Volvocales (Flagellatae IV, Chlorophyceae I)** mit dem allgemeinen Teile der *Chlorophyceae*. Von A. Pascher.
- *Heft 5: **Chlorophyceae II.** *Tetrasporales, Protoroccales.* Einzellige Gattungen unsicherer Stellung. Von E. Lemmermann u. J. Brunnthaler. Mit 363 Abbildungen im Text. Preis: 6 Mark 40 Pf., geb. 7 Mark.
- *Heft 6: **Chlorophyceae III.** *Ulotrichales, Mikrosporales, Oedogoniales.* Von W. Heering (Hamburg). Mit 885 Abbildungen im Text. (250 S.) 1914.
Preis: 6 Mark, geb. 6 Mark 60 Pf.
- Heft 7: **Chlorophyceae IV.** *Siphonales, Siphonocladiales.* Von W. Heering.
- Heft 8: **Desmidiaceae.** Von J. Lütkenmüller.
- *Heft 9: **Zygnemales.** Von O. Borge und A. Pascher. Mit 89 Abbildungen im Text. (IV, 51 S.) 1913. Preis: 1 Mark 50 Pf., geb. 2 Mark.
- *Heft 10: **Bacillariales (Diatomeae).** Von H. v. Schönfeldt. Mit 379 Abbildungen im Text. (IV, 187 S.) 1913. Preis: 4 Mark, geb. 4 Mark 50 Pf.
- Heft 11: **Heterokontae, Phaeophyceae, Rhodophyceae.** Von W. Heering. — *Charales.* Von M. Migula.
- Heft 12: **Schizophyceae.** Von J. N. F. Wille.
- Heft 13: **Schizomycetes.** Von R. Kolkwitz. — **Fungi.** Von M. v. Minden. — **Lichenes.** Von A. Zahlbruckner.
- *Heft 14: **Bryophyta (Sphagnales, Bryales, Hepaticae).** Von C. H. Wernstorff, W. Mönkemeyer, V. Schiffner Mit 500 Abbildungen im Text. (IV, 222 S.) 1914. Preis: 5 Mark 60 Pf., geb. 6 Mark 20 Pf.
- Heft 15: **Pteridophyta, Anthophyta.** Von G. von Beck.
- Heft 16: **Phytoplankton.** Von A. Pascher.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Neue Veröffentlichungen.

Die Agaven

Beiträge zu einer Monographie

Von

Alwin Berger

Mit 79 Abbildungen im Text und 2 Verbreitungskarten
(VIII, 288 S. gr. 8^o.) 1915.

Preis: 9 Mark.

Eine neue Bearbeitung dieser interessanten Pflanzen, über die seit Jacobis und Bakus Monographien in den 60er und 80er Jahren nichts Zusammenhängendes mehr erschien, wird für alle Systematiker, botanische und andere öffentliche Gärten, Pflanzenfreunde usw. willkommen sein.

Die Arbeit fußt auf langjährigem Studium der lebenden Pflanzen, namentlich der reichen Sammlung des Gartens zu La Mortala, dessen langjähriger Direktor der Verfasser gewesen ist, sowie der wichtigsten Herbarien und Jacobs Nachlaß und bringt viele neue Gesichtspunkte. Ein Schlusskapitel behandelt ausführlich die Kultur der Agaven als dekorative Gartenpflanzen.

Soeben erschien:

**Pathologische
Pflanzenanatomie.**

In ihren Grundzügen

dargestellt von

Dr. Ernst Küster,

Professor der Botanik an der Universität zu Bonn a. Rh.

Mit 200 Abbildungen im Text.

Zweite völlig umgearbeitete Auflage.

Preis: 14 Mark, geb. 15 Mark 20 Pf.

Inhalt: Einleitung — Spezieller Teil: 1. Paraschierung. — 2. Etiolament und verwandte Erscheinungen. — 3. Hyperhydrische Gewebe. — 4. Wundgewebe und Regeneration. — 5. Gallen. — Allgemeiner Teil: 1. Histogenese der pathologischen Gewebe. — 2. Entwicklungsmechanik der pathologischen Gewebe. — 3. Oekologie der pathologischen Gewebe. — Nachträge. — Sachregister. —

Botanische Zeitung, Nr. 17, vom 1. September 1903 sagt über die 1. Auflage:

Das vorliegende Buch wird jedermann zur Orientierung in dem behandelten Gebiet erwünscht und angenehm sein, weil es eine Reihe von Dingen im Zusammenhang bespricht, über die man sonst nur zerstreute Einzeluntersuchungen findet, und weil es eine ausgedehnte und sorgfältige Verarbeitung der einschlägigen Literatur enthält. Es kann als ein unentbehrliches Handbuch bezeichnet werden.

PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK
PROGRÈS DE LA BOTANIQUE
PROGRESS OF BOTANY

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

REDIGIERT VON

DR. J. P. LOTSY

FÜNFTER BAND. DRITTES UND VIERTES HEFT

MIT 1 FIGUR IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1917

Die Agaven. Beiträge zu einer Monographie. Von **Alwin Berger.**
Mit 79 Abbildungen im Text und 2 Verbreitungskarten. (VIII,
288 S. gr. 8^o) 1915. Preis: 9 Mark.

Eine neue Bearbeitung dieser interessanten Pflanzen, über die seit Jacobis und Bakus Monographien in den 60er und 80er Jahren nichts Zusammenhängendes mehr erschienen, wird für alle Systematiker, botanische und andere öffentliche Gärten, Pflanzenfreunde usw. willkommen sein.

Die Arbeit fußt auf langjährigem Studium der lebenden Pflanzen, namentlich der reichen Sammlung des Gartens zu La Mortola, dessen langjähriger Direktor der Verfasser gewesen ist, sowie der wichtigsten Herbarien und Jacobis Nachlaß und bringt viele neue Gesichtspunkte. Ein Schlusskapitel behandelt ausführlich die Kultur der Agaven als dekorative Gartenpflanzen.

Biochemie der Pflanzen. Von **Friedrich Czapek**, o. ö. Prof der Anatomie und Physiologie der Pflanzen, und Vorstand des pflanzenphysiolog. Instituts der K. K. deutschen Universität in Prag. Zweite umgearbeitete Auflage. **Erster Band.** Mit 9 Abbildungen im Text. (XIX, 820 S. gr. 8^o) 1913.

Preis: brosch. 24 Mark, geb. 25 Mark 20 Pf.

Inhalt: Geschichtliche Einleitung. — **Allgemeine Biochemie.** 1. Das Substrat der chemischen Vorgänge im lebenden Organismus. 2. Die chemischen Reaktionen im lebenden Pflanzenorganismus. 3. Chemische Reizwirkungen. 4. Chemische Anpassungs- und Vererbungserscheinungen.

Spezielle Biochemie. I. Teil: **Die Saccharide im Stoffwechsel der Pflanze.** I. Allgemeine Verhältnisse. 5. Die pflanzlichen Zuckerarten. — II. Die Saccharide im Stoffwechsel der niederen Pflanzen. — 6. Zucker und Kohlenhydrate bei Pilzen und Bakterien. 6. Die Resorption von Zucker und Kohlenhydraten durch Pilze und Bakterien. 8. Die Kohlenstoffassimilation und Zuckerbildung bei Pilzen und Bakterien. 9. Die Kohlenhydratstoffwechsel der Algen. — III. Die Saccharide im Stoffwechsel der Blütenpflanzen. 10. Die Reservekohlenhydrate der Samen. 11. Die Resorption von Zucker und Kohlenhydraten der keimenden Samen. 12. Die Bildung der Reservekohlenhydrate im Samen. 13. Der Kohlenhydratstoffwechsel unterirdischer Speicherorgane. 14. Der Kohlenhydratstoffwechsel in Sproßorganen und Laubknospen. 15. Der Kohlenhydratstoffwechsel der Laubblätter. 16. Der Kohlenhydratstoffwechsel im Fortpflanzungssystem. 17. Der Kohlenhydratstoffwechsel bei phanerogamen Parasiten und Saprophyten. 18. Resorption von Kohlenstoffverbindungen durch Wurzeln und Blätter von Phanerogamen. 19. Sekretion von Zucker und Kohlenhydraten. — IV. Die photochemische Zuckersynthese in der Pflanze. 20. Kohlensäureverarbeitung und Zuckersynthese in Chlorophyllkorn. — V. Die Saccharide als Skelettsubstanzen des Pflanzenkörpers. 21. Das Zellhautgerüst der Pflanzen.

II. Teil: **Die Lipide im Stoffwechsel der Pflanze.** I. Die Nahrungslipide der Pflanzen. 22. Das Reservefett der Samen. 23. Die Resorption der Fette bei der Samenkeimung. 24. Die Fettsäurebildung in reifenden Samen und Früchten. 25. Reservefett in Achenorganen und Laubblättern. 26. Fett als Reservestoff bei Thalloyphyten, Moosen, Farnen und Pollenkörnern. — II. Die Cytolipide der Pflanzen. 27. Die pflanzlichen Lecithide (Phospholipide). 28. Pflanzliche Cerebroside. 29. Die Sterinlipide der Pflanzen. 30. Pflanzliche Cromolipide. 31. Die Produktion von Wachs (Cereplipiden) bei Pflanzen.

Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwins Zufallstheorie. Von **Oscar Hertwig**, Direktor des anatomisch-biologischen Instituts der Universität Berlin. Mit 115 Abbildungen im Text. (XII, 710 S. gr. 8^o) 1916.

Preis: 18 Mark 50 Pf., geb. 20 Mark.

Inhalt: 1. Kap. Die älteren Zeugungstheorien. — 2. Kap. Die Stellung der Biologie zur vitalistischen und mechanistischen Lehre vom Leben. — 3. Kap. Die Lehre von der Artzelle als Grundlage für das Werden der Organismen. — 4. Kap. Die allgemeinen Prinzipien, nach denen aus den Artzellen die vielzelligen Organismen entstehen. — 5. Kap. Die Umwertung des biogenetischen Grundgesetzes. — 6. Kap. Die Erhaltung des Lebensprozesses durch die Generationsfolge. — 7. Kap. Das System der Organismen. — 8. u. 9. Kap. Die Frage nach der Konstanz der Arten. — 10. u. 11. Kap. Die Stellung der Organismen im Mechanismus der Natur. — 12. Kap. Das Problem der Vererbung. — 13. Kap. Der gegenwärtige Stand des Vererbungsproblems. — 14. Kap. Lamarckismus und Darwinismus. — 15. Kap. Kritik der Selektions- und Zufallstheorie. — 16. Kap. Zusammenfassung und Nachwort. — Sachregister.

Die Jahresringe der Holzgewächse und die Bedeutung derselben als klimatischer Indikator.

Eine Literaturzusammenstellung.

Von

Ernst Antevs, Stockholm.

Mit 1 Figur.

Schon in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts bemerkten die Forscher, daß paläozoische und untertriassische Hölzer aus unseren und höheren Breitengraden im Gegensatz zu jurassischen und jüngeren jahresringlos sind, ein Verhältnis, das 1847 D. F. Unger annehmen ließ, daß das Klima in den ältesten geologischen Perioden vollkommen gleichmäßig war, daß aber gegen das Ende der Trias nach und nach eine Periodisierung desselben anfang sich bemerkbar zu machen.

In späterer Zeit hat W. Gothan-Berlin Unger's Idee weiterentwickelt. Und gegenwärtig wird der Jahresring recht allgemein als einer der vornehmlichsten Indikatoren für die Beschaffenheit des Klimas in paläozoischer und vor allem in mesozoischer Zeit angesehen.

Da Gothan die Jahresringverhältnisse in den verschiedenen klimatischen Zonen der Gegenwart fast gar nicht berührt hat, war es meine Absicht seine Zusammenstellungen und Auseinandersetzungen in diesem Punkte zu komplettieren, teils um die Richtigkeit der Idee zu prüfen, teils um nach diesem eventuell einen näheren Einblick in die paläozoischen und mesozoischen Klimaverhältnisse zu gewinnen. Die Idee hat sich doch ganz unbegründet erwiesen.

Kürzlich, nachdem diese Arbeit entworfen war, haben Andrew E. Douglass, University of Arizona, und Ellsworth Huntington, Yale University, versucht, den Jahresring als klimatischer Maßstab in historischer Zeit anzuwenden, und hierbei bereits sehr interessante und bedeutungsvolle Resultate erzielt.

Inhalt.

Kapitel 1.	Seite
<i>Die Ausbildung des Jahresringes in den gemäßigten Zonen.</i>	
1. Allgemeiner Bau, Terminologie und Zoneneinteilung	288
2. Die Relation zwischen Weit- und Engholz	291
3. Hervortreten resp. Fehlen	293
4. Breite in verschiedener Stammhöhe	297
5. Breite in den verschiedenen Altersstadien des Baumes	299
6. Ringbreite und Polhöhe	300
Kapitel 2.	
<i>Die Ausbildung des Jahresringes in den kalten Zonen.</i>	
1. Bau.	302
2. Hervortreten	303
3. Breite	303
Kapitel 3.	
<i>Die Ausbildung des Jahresringes in den Tropen.</i>	
1. Allgemeines	304
2. Bau.	306
3. Hervortreten resp. Fehlen	307
4. Breite	308
Kapitel 4.	
<i>Die Jahresringe der Nadelbäume, speziell das Hervortreten resp. Fehlen derselben</i>	
	309
Kapitel 5.	
<i>Das Dickenwachstum störende Faktoren und anormale Ausbildung des Jahresringes.</i>	
1. Entblätterung, Entästung und Entknospung	318
2. Ringelung, Einsägung und Einschnürung	320
3. Unterdrückung.	323
4. Reichliche Samenproduktion	323
5. Lichtstellung	324
6. Ringverdoppelung	326
7. Das Aussetzen des Jahresringes	332
8. Rotholz	333

Kapitel 6.

Die Zeit und der Verlauf der Kambialtätigkeit.

Seite

- | | |
|---|-----|
| 1. Untersuchungsmethoden | 334 |
| 2. Das Kambiumerwachen | 336 |
| 3. Der Verlauf der Kambialtätigkeit | 340 |
| 4. Das Aufhören der Xylembildung | 343 |
| 5. Der Zeitpunkt des Auftretens des Engholzes | 346 |

Kapitel 7.

Das Verhältnis zwischen der Kambialtätigkeit und anderen periodischen Prozessen.

- | | |
|--|-----|
| 1. Kambialtätigkeit und Blätter- und Triebperiodizität nebst hiermit zusammenhängenden Fragen | 346 |
| Die Zeit und der Verlauf der Kambialtätigkeit 347. Die Entwicklung der Blätter 347. Das Längenwachstum der Triebe 347. Kein intimerer Zusammenhang zwischen Kambialtätigkeit und Triebbildung 348. Das Verhältnis zwischen denselben Vorgängen in den Tropen 348. Die Blätterperiodizität in Buitenzorg 349. Nicht jeder Ruheperiode des Kambiums entspricht eine Zonenbildung im Holz 350. Laubwerfen und Jahresringbildung 350. Der Ort der Wasserleitung im Stamm 352. Die Transpiration der Blätter in den verschiedenen Altersstadien 353. Normale und anormale Triebe und Ringbildung im Holz 354. | |
| 2. Die Kambialtätigkeit in der Wurzel und Längenwachstum resp. Wurzelneubildung | 354 |

Kapitel 8.

Die Erklärungsversuche der Jahresringbildung und die für dieselbe allem Anschein nach wichtigsten Faktoren

355

Kapitel 9.

Das Fehlen resp. Vorkommen der Jahresringe in paläo- und mesozoischen Hölzern und das klimatische Zeugnis dieser Erscheinungen

359

Kapitel 10.

Der Jahresring als klimatischer Maßstab in historischer Zeit . .

366

Kapitel 1.

Die Ausbildung des Jahresringes in den gemäßigten Zonen.**1. Allgemeiner Bau, Terminologie und Zoneneinteilung.**

Im Holz ober- wie unterirdischer Teile von den Nadelbäumen und den meisten dikotylen Holzpflanzen kommen bekanntlich regelmäßige Zuwachszonen vor, welche Jahresringe genannt werden. Unter normalen Verhältnissen bildet sich während jeder Vegetationsperiode, d. h. bei uns während jeden Jahres, ein Ring, und dies ist die Eigenschaft, welche die in Rede stehende Zonenbildung gegenüber solchen anderer Art charakterisiert.

Die Jahresringbildung kommt zustande teils durch eine verschiedene Verteilung der Elemente, teils durch eine verschiedene Form und Ausbildung der gleichnamigen Elemente, teils endlich durch eine Kombination dieser beiden Momente.

Bei den Nadelbäumen wird die Jahresringbildung hauptsächlich durch eine verschiedene Ausbildung gleichartiger Elemente bedingt. Die Elemente, welche sich zuerst absetzen, sind weithumig und dünnwandig (Weitholz), diejenigen, welche den äußeren Teil des Jahresringes bilden, sind englumig und dickwandig und radial verkürzt (Engholz). Letzteres gilt vor allem von den Grenztracheiden, die außerdem relativ dünnwandig sind.

Bei den Laubbäumen treffen wir kompliziertere Verhältnisse an. Je nach der Größe und Verteilung der Gefäße, wodurch der Jahresring in erster Linie charakterisiert wird, kann man verschiedene Typen von Hölzern unterscheiden, N. J. C. Müller 1888, p. 53:

„I. Die Gefäß- oder Tracheenzone ist im Frühlingsholz mit bloßem Auge oder schon bei schwacher Lupenvergrößerung vom Sommer- und Herbstholz scharf und auffällig verschieden (ringporige Hölzer).

II. Das Frühlingsholz beginnt mit sehr großen Gefäßen oder Tracheen, welche nicht so scharf wie im ersten Typus vom Sommer- und Herbstholz in einen Ring differenziert erscheinen. Dieser Typus bildet den Uebergang nach dem IIIten.

III. Die Gefäße oder Tracheen stehen mehr oder weniger gleichmäßig über den ganzen Jahrring verteilt mit allmählicher Abnahme im Querdurchmesser vom Frühlings- nach dem Herbstholz (zerstreutporige Hölzer).“

Beispiele vom ersten Typ: *Quercus*, *Ulmus*, *Fraxinus*; vom zweiten: *Berberis*, *Syringa*; und vom dritten: *Fagus*, *Alnus*, *Betula*, *Acer*, *Salix*.

Der hierdurch entstehende Unterschied zwischen dem inneren und dem äußeren Teil des Jahresringes wird teils durch eine verschiedene Verteilung und Ausbildung anderer Elemente, teils durch eine radiale Verkürzung der Elemente in der äußeren Zone, teils endlich in der Mehrzahl der Fälle durch eine von innen nach außen erfolgende Verdickung der Wände der Elemente verstärkt. Ebenso wie bei den Nadelbäumen kann man innerhalb des Jahresringes zwei Zonen, Weitholz und Engholz, unterscheiden. Das Weitholz besteht demnach aus weitlumigen Elementen, die ihm einen porösen und lockeren Bau verleihen, und ist reich an Gefäßen und Tracheiden, während das Engholz von englumigeren Elementen erbaut ist und meistens eine kleinere Anzahl Gefäße und Tracheiden besitzt. Das Engholz ist ferner durch eine tangentiale Abplattung der Elemente wie gewöhnlich durch eine größere Dicke der Zellenwände charakterisiert.

Das Gesagte gilt jedoch nicht von dem innersten Jahresring einer Sproßachse, der bekanntlich einen anderen Bau aufweist.

Der Bau des Jahresringes in der Wurzel ist im großen ganzen derselbe wie in Stamm und Ästen, bis auf einige Abweichungen. Vor allem ist das Wurzelholz durch dünnwandige und mit Ausnahme der Gefäße, die im allgemeinen englumiger sind als im Stamm, verhältnismäßig weite Elemente gekennzeichnet. Der innerste Ring ist wie allgemein bekannt durch verschiedene Eigentümlichkeiten charakterisiert.

Im allgemeinen sind die Jahresringe in der Wurzel schmaler als in den oberirdischen Teilen des Baumes, aber es gibt doch Ausnahmen von dieser Regel (Schacht 1862, p. 417).

Die außerordentliche Weichheit des Wurzelholzes rührt, sagt von Mohl (1862, p. 271), von der Biegsamkeit der Zellenwände und nicht von der Weitlumigkeit der Elemente her.

Als den Hauptunterschied zwischen Weit- und Engholz dürfte man mit den meisten Verfassern, wie Wieler (1887, p. 71), Lutz (1895, p. 29) und Büsgen (1897) die Verkürzung des radialen Durchmessers der Engholzelemente ansehen können. Weniger wichtig dürften die Unterschiede sein, die in der Größe und Verteilung der wasserleitenden Elemente — Reiche (1897, p. 108) legt doch hierauf das Hauptgewicht — und in der Verdickung der Zellenwände liegen. Schon Sanio (1863, p. 391) fand, daß die Herbstgrenze zuweilen gerade aus dünnwandigem Holzparenchym besteht, und Roßman (1865, p. 85), de Bary (1877, p. 517) und Kny (1890, p. 140) bringen weitere Beispiele von Bäumen mit dünnwandigeren Elementen im Engholz.

Der Übergang vom Weit- zu Engholz kann allmählich oder mehr oder weniger unvermittelt vor sich gehen. Während er bei den nordamerikanischen Nadelhölzern nach Penhallow (1907, p. 31) etwas

allmählich und bei der Fichte nach H. Fischer (1885, p. 306) in der Regel allmählich ist, sagt Schwarz (1899, p. 245) in bezug auf die Kiefer, daß ein allmählicher Übergang wohl für jüngere Pflanzen zutrifft, aber nur in beschränktem Maße für alte.

Das Hervortreten der Jahresringe kann allen Abstufungen von der größten Deutlichkeit bis zum völligen Verschwinden unterworfen sein. Am kräftigsten tritt die Zonenbildung bei den Nadelbäumen mit ihrem unbedeutenden Art- aber großen Gradunterschied zwischen Weit- und Engholzelementen hervor. Bei den Laubbäumen wird sie um so deutlicher, je größer und je mehr Gefäße in der Weitholzzone angehäuft sind. Bei einer gleichmäßigen Verteilung der Gefäße treten die Jahresringe oft nur schwach hervor. — Meistens wird der Unterschied zwischen Weit- und Engholz dadurch verstärkt, daß letzteres eine dunklere Farbe besitzt.

Die Ausbildung des Jahresringes steht in naher Beziehung zu den Belaubungs- und Standortverhältnissen u. a. m. des Baumes. So entspricht ein ringporiges Holz einer raschen Entwicklung einer beträchtlichen Blättermasse und eine gleichmäßige Verteilung der wasserleitenden Elemente einem allmählich heranwachsenden Laubwerk. Eine großporige Weitholzzone ist auch im allgemeinen kennzeichnend für Kernholzbäume (Büsgen 1897), und die trotz Kernbildung gleichmäßige Verteilung der Gefäße bei den Weiden hängt, meint R. Hartig (1889, p. 403), wahrscheinlich damit zusammen, daß sie ihre Jahrestriebe nicht stoßweise mit einem Male entfalten, sondern ihre Laubmenge den ganzen Sommer hindurch vergrößern.

Unter xerophilen Standortsverhältnissen bilden sich schmalere Jahresringe aus als unter mesophilen, und die Wände der Elemente werden kräftiger entwickelt. Die Gefäße zeigen eine Neigung in Mesophyten größer, in Xerophyten zahlreicher zu sein; die Area ist größer in den letztgenannten (Starr 1912, p. 301).

Im allgemeinen besitzen die Jahresringe eine gleichmäßig abgerundete Begrenzung, aber nicht selten lassen Bäume, die eine tief-rissige Borke bilden, eine gewisse Welligkeit derselben erkennen. Für gewisse Arten, wie *Carpinus* und *Taxus*, ist Großwelligkeit oder Spannrückigkeit eine spezifische Eigentümlichkeit.

Innerhalb der Jahresringe haben einige Forscher zwei, andere drei Zonen unterschieden. Schacht (1860, p. 97, 201) führte die Bezeichnungen „Frühlingsholz“ und „Herbstholz“ ein. Später tauschten H. Fischer (1885, p. 302) und andere „Frühlingsholz“ gegen „Sommerholz“ aus, eine Bezeichnung, die R. Hartig (1885, p. 13) und Mer (1892 b, p. 501; 1892 c, p. 96) dagegen „Herbstholz“ ersetzen ließen. In seinem Lehrbuch unterschied R. Hartig (1891, p. 276) im Jahresringe der Nadelbäume drei Zonen, die „Frühjahrszone“, die „Sommerholzzone“ und die „Herbstholzzone“. Ungefähr

gleichzeitig führte Strasburger (1891, p. 501), um von der unzweckmäßigen Bezeichnung nach den Jahreszeiten loszukommen, die Termen „Frühholz“, „Folgeholz“ und „Spätholz“ ein. Dieselben wurden von Schwarz (1899, p. 238) aufgenommen. Später brachte Burgerstein (1893, p. 399) die Anwendung der beiden Termen „Frühholz“ und „Spätholz“ in Vorschlag. Weniger glücklich haben Moll & Jansonius (1906, p. 60) „Folgeholz“ durch „Mittelschicht“ ersetzt. Endlich ist Klebs (1914, p. 89) neuerdings mit einem neuen Vorschlag gekommen: „Weitholz“ und „Engholz“ resp. „Weitholz“, „Mittelholz“ und „Engholz“.

Die Ansichten können vielleicht darüber geteilt sein, ob man von rechts wegen zwei oder drei Zonen innerhalb des Jahresringes unterscheiden soll, aber bei der Wahl kann kein Zweifel obwalten, da nicht einmal die Forscher, die die Aufteilung in drei befürwortet haben, dieselbe in der Praxis konsequent benutzt haben. Demnach habe ich mich vorzugsweise der Bezeichnungen „Weitholz“ und „Engholz“ bedient.

Sowohl in der subtropischen wie in der tropischen Zone kommt die Zonenbildung im Holz häufig dadurch zustande, daß die Elemente eine allmähliche radiale Verkürzung und darauf eine ebenso allmähliche radiale Verlängerung durchmachen. Reiche (1897, p. 84) bezeichnet diese Ringbildung als „Streifenzone“ zum Unterschied von der mit scharfer Grenze zwischen Eng- und Weitholz, die er „Linienzone“ nennt. Ob diese Termen in Anwendung gekommen sind oder nicht ist mir nicht bekannt. Sie erscheinen mir ebenso praktisch wie instruktiv.

2. Die Relation zwischen Weit- und Engholz.

Die Ausbildung des Wasserleitungsapparats steht in relativ bestimmter Relation zur Größe des Transpirationsstromes, wie das Stützgewebe dies tut zur mechanischen Inanspruchnahme.

Die Relation zwischen wasserleitenden und mechanischen Elementen, zwischen Weit- und Engholz, ist, obwohl natürlich in recht hohem Grade von den Standortsverhältnissen u. dgl. abhängig, relativ konstant für die Art, aber sehr verschieden für verschiedene Spezies. Bei manchen bildet das Weitholz den wesentlichen Teil des Jahresringes, bei manchen anderen bildet es nur einen Bruchteil desselben.

Innerhalb eines und desselben Jahresringes gestaltet sich das Verhältnis zwischen Weit- und Engholz je nach der Baumhöhe verschieden. So fand Sanio (1873—74, p. 118) bei der Kiefer eine beträchtliche Zunahme des Engholzprozentos von oben nach unten zu, welche ganz unabhängig von der Breite des Jahresringes war.

Nach Bertog (1895, p. 36) nimmt bei der Tanne und der Fichte und nach Schwarz (1899, p. 278, 301) bei der Kiefer das Engholz gleichfalls von oben nach unten zu. R. Hartig (1891, p. 289), der sich des spezifischen Gewichts des Holzes bediente, um das Verhältnis zwischen dünn- und dickwandigen Elementen auszudrücken, fand, daß im astfreien Stamme im Bestande stehender Nadelbäume das Holzgewicht unten am größten ist und nach oben bis zum Kronenansatze abnimmt, wie daß sich innerhalb der Baumkrone das Gewicht bei den Nadel- und Laubbäumen fast immer steigert; wie sich die Baumkrone verhält, so verhalten sich im Freistande erwachsene, weit bis unten beästete Bäume.

Betreffend das in Rede stehende Verhältnis bei früher und später ausgebildeten Jahresringen in demselben Stamm liegen nur ganz wenige Angaben vor. Bei der Tanne ist der Anteil des Engholzes von Jugend an außerordentlich stetig; nur eine geringe Neigung zur Zunahme tritt hervor (Bertog 1895, p. 38). Er beträgt bei herrschenden Stämmen 34—35 Proz. Demgegenüber hat nach demselben Forscher die Fichte in der Jugend sehr wenig Engholz, und, obgleich dasselbe mit dem Alter erheblich zunimmt, erreicht es niemals dasselbe hohe Prozent wie bei dem ersten Baum. Bei der Kiefer nimmt, wie aus Schwarz' (1899, p. 278) Untersuchungen erhellt, das Engholzprozent während der ersten Jahrzehnte zu, wird aber etwa mit dem 40. bis 60. Jahre zumeist geringer und unregelmäßiger. Und bei den sehr engen Ringen, die sich im höheren Alter in den unteren Stammteilen bilden, geht die feste Engholzzone fast ganz verloren (R. Hartig 1882a, p. 61).

Unter einem höheren Breitengrad — jedoch gewöhnlich nicht in den kalten Zonen — nimmt bei den Nadelbäumen das Engholz einen relativ größeren Teil der Ringbreite ein als unter einem niedrigeren. Das Engholzprozent ist gleichfalls größer in nicht allzu hohen Berggegenden als auf dem Flachlande. Dieser Sachverhalt steht im engsten Zusammenhang mit den Schwankungen in der Breite des Jahresringes. Bekanntlich nimmt die Ringbreite in demselben Maße ab, als Ernährung, klimatische und andere Verhältnisse sich weniger günstig — hier handelt es sich doch immer um relativ günstige Verhältnisse — gestalten, und bei der genannten Baumgruppe besitzt ein schmaler Ring im allgemeinen eine relativ stärker entwickelte Engholzzone als ein breiter (R. Hartig 1882a, p. 61; Brock 1908). Die genannte Zone besitzt mit anderen Worten eine relativ konstante Breite, während die Breite des ganzen Ringes mehr von der Entwicklung der lockeren Weitholzzone abhängig ist.

Bei den Laubbäumen ist das Verhältnis zwischen Ringbreite und Holzqualität in der Regel umgekehrt (Brock 1908). Hier variiert hauptsächlich das Engholzprozent, während die absolute Breite der

Weitholzzone verhältnismäßig konstant beibehält. Demnach enthält ein breiter Ring relativ mehr Engholz als ein schmaler.

In der Wurzel dominiert die Weitholzzone über die Engholzzone, die im allgemeinen sehr schwach ausgebildet ist. Die letztere Zone entwickelt sich bei den Nadelbäumen entweder um so stärker, je dicker der Jahresring ist (Roßman 1865, p. 71; Sanio 1873—74, p. 115; Strasburger 1891, p. 35), sie bleibt recht konstant (Kraus 1864, p. 149; H. Fischer 1885, p. 317), oder sie nimmt schließlich mit zunehmender Ringbreite ab (von Mohl 1862, p. 228).

Sehr enge Jahresringe an der Peripherie älterer Wurzeln besitzen (Roßman 1865, p. 71) Engholz in ungefähr derselben Proportion wie die in Stamm und Zweigen oder bestehen (H. Fischer 1885, p. 317) oft beinahe ausschließlich aus dünnwandigen Elementen.

Bei den Wurzeln der Laubbäume unterliegt nach von Mohl (1862, p. 270) nur die Breite der Engholzzone Schwankungen (vgl. Stamm und Zweige), und die Porosität des Holzes nimmt daher desto stärker zu, je dünner die Jahresringe sind.

Was das Verhältnis zwischen der Wachstumsenergie und dem Spätholzprozent bei der Kiefer anbelangt, so fand Schwarz (1899, p. 317), daß bei großer Wachstumsintensität die schmalen und bei sehr geringer Wachstumsenergie die breiten Jahresringe in der Regel das höchste Engholzprozent enthalten.

Nicht angeführte Literatur: Anonymus 1893. Penhallow 1907, p. 32. Schwarz 1899, p. 301, 324, 366.

3. Hervortreten resp. Fehlen.

Bei der Jahresringbildung dürfte es sich meistens um eine der Pflanze innewohnende Fähigkeit ungleichartige Elemente zu verschiedenen Zeiten der Vegetationsperiode abzusetzen und eine Periodizität des Klimas, welche dieselbe auslöst, handeln (siehe p. 357). Die Empfindlichkeit der verschiedenen Arten gegenüber der genannten klimatischen Periodizität ist sehr verschieden. Eine Art bildet deutliche Jahresringe aus, während eine andere, die unter denselben Verhältnissen lebt, und die dieselbe äußere Periodizität aufweist, keine Spur von Zonenbildung zeigt. Einige Arten reagieren in gewissen Fällen, nämlich wenn die äußere Periodizität scharf ausgeprägt ist. Andere reagieren niemals unter den Verhältnissen, unter welchen sie leben. Von diesen kann man sagen, daß sie der Fähigkeit Jahresringe zu bilden entbehren. Der Übergang von Bäumen mit großer Empfindlichkeit zu solchen, die der Fähigkeit Jahresringe abzusetzen entbehren, ist durch alle Zwischenstadien vermittelt. Mit

wenigen Ausnahmen bilden doch die Holzgewächse schon bei einer schwachen Klimaperiodizität deutliche Jahresringe aus, und während daher das Fehlen von Jahresringen in den Tropen eine gewöhnliche Erscheinung ist, bildet es in den gemäßigten Zonen eine Ausnahme.

Diese Steigerung der Deutlichkeit, welche die Jahresringbildung mit einer zunehmenden Differenz zwischen den Jahreszeiten erfährt, kommt natürlich zum Ausdruck in den gemäßigten Zonen mit ihren großen Klimaunterschieden auf den niedrigsten und höchsten Breitengraden. Vergleichende Untersuchungen sind doch nicht gemacht worden, und, da Angaben betreffs verschiedener Bäume, die unter sehr verschiedenen Bedingungen leben, sich nur teilweise vergleichen lassen, kann man sich über das Verhältnis zwischen der Schärfe der Jahreszeiten und derjenigen der Jahresringe noch nicht näher äußern. Indes besitzen die Jahresringe schon in der subtropischen Zone in Chile (35° s. Br., Reiche 1897), Ostindien (Gamble 1881; Groom & Rushton 1913) und Japan (Nakamura 1883; Fujioka 1913) im allgemeinen eine scharfe Ausbildung, und nur bei Bäumen, die weniger leicht mit einer Zonenbildung gegenüber den Jahreszeitdifferenzen reagieren, nehmen demnach dieselben innerhalb der genannten klimatischen Zonen mehr erwähnenswert an Deutlichkeit zu.

Aus Rosenthal's (1904) Untersuchungen über die Ausbildung der Jahresringe an der Grenze des Baumwuchses in den Alpen, demnach bei Verhältnissen ähnlich denjenigen an der Baumgrenze innerhalb der kalten Zonen, geht hervor, daß die Schärfe der Jahresringe bei einer allzu ausgeprägten klimatischen Periodizität abnimmt (vgl. p. 303). Das unter den widrigen Naturverhältnissen geschwächte Wachstum kommt nämlich besonders bei den Koniferen sehr oft zum Ausdruck in einer auffälligen Reduktion der Breite der Spätholzzone wie auch der Dicke der Wände derjenigen Elemente, welche dieselbe bilden (l. c., p. 23). Zuweilen kann dies zu einem nahezu vollständigen Verwischen der Jahresringe führen.

Aus den dargelegten Sachverhältnissen wird demnach klar, daß die Jahresringe wenigstens bei einigen Arten ihre maximale Deutlichkeit bei einer gewissen, je nach der Art verschiedenen klimatischen Periodizität erreichen, die nicht die größte ist, unter welcher die betreffende Art leben kann. Hinsichtlich des Breitengrades der besagten größten Deutlichkeit einer gewissen Art kann zurzeit keine bestimmte Äußerung getan werden, aber man dürfte wohl die generelle Vermutung aussprechen können, daß die Deutlichkeit nach den Polen zu zunimmt, bis die Klimaverhältnisse anfangen einen deutlich hemmenden Einfluß auf die Entwicklung der Spezies auszuüben.

Von manchen der Arten, die innerhalb der gemäßigten Zonen jährlicher Zuwachszonen entbehren, weiß man, daß sie dies in einigen Fällen tun, in anderen nicht. Hinsichtlich anderer liegen nur An-

gaben über Jahresringlosigkeit vor. Da diese aber natürlich einer unvollständigen Kenntnis von dem Sachverhalt unter verschiedenen Bedingungen zuzuschreiben sein können, darf man aus denselben nicht ohne weiteres auf eine Unfähigkeit zur Zonenbildung bei den betreffenden Bäumen schließen.

Bei einem im Gewächshaus erzogenen Olivenbaum (im Mittelmeergebiet und im Orient einheimisch) fand Sanio (1863, p. 393) nur mit Hilfe des Mikroskops ganz undeutliche Jahresringe, bei einem von Sardinien stammenden im Freien erwachsenen Individuum dagegen schon mit bloßem Auge sichtbare Zonen (1864, p. 225). Bei von Nördlinger (1864, p. 11) untersuchten Bäumen derselben Art aus Südeuropa fanden sich gleichfalls bald deutliche bald sehr undeutliche Jahresringe. Nach de Bary (1877, p. 518) ist die Markierung der Ringgrenzen nicht selten sehr undeutlich, und nach N. J. C. Müller (1888, p. 88) endlich ist sie schwach.

Ulex entbehrt zuweilen fast gänzlich der Jahresringe (Sanio 1863, p. 395; de Bary 1877, p. 518), bildet in gewissen Fällen wenig hervortretende solche aus (Saupe 1887, p. 299). Ungefähr dasselbe ist der Fall bei *Psarolea*, bei welcher Reiche (1897, p. 85) — im subtropischen Chile — aber nicht Saupe (1887, p. 304) das Vorhandensein von Jahresringen konstatieren konnte, ebenso auch bei *Viscum*, die nach Schacht (1858, p. 62) Ringen entbehrt, nach Sanio (1863, p. 392) solche besitzt.

Nachdem Schacht (1858, p. 62) zuerst angegeben, daß *Buxus sempervirens* (in Süd- und Westeuropa einheimisch) keine Zuwachszonen aufweist, sagt er (1860, p. 195), daß solche vorhanden sind, welcher letzteren Angabe Sanio (1863, p. 392), Wiesner (1873, p. 572) und N. J. C. Müller (1888, p. 68) beistimmen. Zuweilen sind sie doch nur mit Schwierigkeit zu unterscheiden.

Jahresringlos ist *Nerium Oleander* aus dem Mittelmeergebiet (Moeller 1876, p. 349). Und häufig sind es (Abromeit 1884, p. 221) *Quercus dilatata* (zu Hause im westlichen Himalaya), *Q. paucilammosa* (zu Hause in Sikkim) und *Q. chrysolepis* (zu Hause in Kalifornien).

Nördlinger (1864, p. 11) gibt an, daß die australischen *Ficus*-Arten zum Unterschied von den europäischen keine Zuwachszonen ausbilden. Nebenbei verdient erwähnt zu werden, daß mehrere *Ficus*-Arten in den Tropen in genannter Hinsicht mit den australischen übereinstimmen, obgleich sie regelmäßig ihre Blätter abwerfen (Holtermann 1907, p. 196).

Schließlich ist in den gemäßigten Zonen keine oder eine nur schwache Jahresringbildung angetroffen bei einer Anzahl Nadelbäume: *Araucaria brasiliana*, *A. imbricata*, *Callitris quadrivalvis*, *Cupressus sempervirens* u. a. m. (Betreffs näherer Aufklärungen siehe p. 310 ff.)

Zu den Holzpflanzen, die durch Jahresringlosigkeit gekennzeichnet sind, gehören eine große Menge Lianen. In den Tropen kommt es nach Holtermann (1907, p. 102) bei solchen nicht einmal zu einer Zonenbildung in Gegenden mit längerer Trockenperiode. Und in Mitteleuropa fehlen, wie wir durch Hoffman's (1909) Untersuchungen wissen, häufig unter normalen Verhältnissen Jahresringe bei den Vitaceen. So besaßen unter 18 untersuchten Individuen von *Parthenocissus quinquefolia* (l. c., p. 16) nur eines deutliche Jahresringe, während die übrigen hier und da eine Andeutung von solchen aufweisen konnten. Bei dem genannten Exemplar wurden 13 bis 14 Ringe gezählt, eine Zahl, die doch schlecht mit dem Alter des Stammes, das mindestens 24 Jahre betrug, übereinstimmt. Bei anderen Arten wie z. B. *Parthenocissus Veitchii* (p. 25) konnte die Zonenbildung mit bloßem Auge wahrgenommen werden. Ein 6jähriger Zweig von *Vitis vinifera* (p. 7) besaß nur einen Jahresring und ein etwa 23jähriger solcher 2 bis 3.

Hoffman's (p. 47) Versuche durch vollständiges Entblättern zu verschiedenen Zeitpunkten zwischen dem 16. Juni und 26. August bei *Parthenocissus quinquefolia* Zonen im Holz zu erzeugen, gewährten kein positives Resultat. Nur bei den am 2. und 12. August entlaubten Individuen konnte man hier und da Ansätze zu Zonenbildung durch das Hervortreten von größeren Gefäßen erkennen.

Hoffman behauptet keine befriedigende Erklärung dieser unterzähligen Jahresringbildung geben zu können. Er bemerkt freilich, daß die Blätter allmählich auswachsen, wie auch, daß die Blattbildung während der ganzen Vegetationsperiode anhält, weshalb keine Notwendigkeit vorhanden ist, besonders große wasserleitenden Elemente anzulegen, aber dieser Sachverhalt dürfte wohl am nächsten die Undeutlichkeit bzw. das Fehlen der Jahresringe erklären, aber keinen Aufschluß gewähren über die Ursache, warum Zonen in einigen Fällen ausgebildet werden aber nicht in anderen. Dagegen dürfte der Sachverhalt seine richtige Erklärung durch die vorstehend gemachte Annahme von einer verschiedenen Empfindlichkeit erhalten. Die in Rede stehenden Lianen scheinen einen sehr starken Einfluß zu erfordern, um mit einer Zonenbildung zu reagieren. Die lange Unterbrechung des Wachstums während des Winters ist in den meisten Fällen unzureichend und ebenso eine totale Entblätterung während verschiedener Teile der Vegetationsperiode. Jahresringe fehlen doch bei keiner der berührten Arten vollständig, selbst wenn sie andererseits stets schwach ausgebildet sind.

Bestimmt die Faktoren anzugeben, welche die Bildung der vorhandenen Zonen verursacht haben, ist natürlich untunlich, da man nicht alle die Umstände kennt, welche die in Rede stehenden Pflanzen durchgemacht haben.

In der Wurzel sind die Jahresringe in der Regel schwächer markiert als in Stamm und Zweigen. Nur Hoffman (1909) fand bei den Vitaceen und Conrad (1910, p. 44) bei *Agathis* (*Dammara*) *Brownii* ein entgegengesetztes Verhältnis. Sie treten demnach zu meist nur schwach hervor (von Mohl 1862, p. 226, 271); nach H. Fischer (1885, p. 319) doch scharf in den dickeren Wurzeln der Fichte [in den dünnen Wurzeln undeutlich (p. 321)]. Unter gewissen Umständen ist die Grenze zwischen den einzelnen Jahresabsetzungen völlig verwischt. So konnte Schacht (1862, p. 411) in der Wurzel von *Araucaria brasiliana* keine Ringe unterscheiden und Hoffman (1909) zuweilen ebensowenig in denen der Vitaceen.

4. Breite in verschiedener Stammhöhe.

Das Dickenwachstum in den einzelnen Höhen des Stammes ist je nach den äußeren Verhältnissen großen Variationen unterworfen, scheint aber in strenger Gesetzmäßigkeit zur Ausbildung der Krone zu stehen. Da indessen einige Verfasser diesen Sachverhalt nicht hinreichend beachtet haben, kommen in der Literatur manche scheinbar widersprechende Angaben vor. — Bei der Behandlung dieser Frage wird von dem stets mehr oder weniger stark verdickten unteren Stammende abgesehen.

Im allgemeinen kann man sagen, daß die Jahresringbreite innerhalb üppiger Baumkronen wie auch bei freistehenden, bis unten sehr reichlich beästeten Bäumen von oben nach unten zunimmt, während das Verhältnis umgekehrt ist in bezug auf Bäume in dichten Beständen mit unbedeutender Krone.

Es ist klar, daß diese extremen Verhältnisse durch alle denkbaren Übergänge verbunden werden müssen und in Wirklichkeit relativ selten sind, und daß gewöhnlich die maximale Breite der Ringe höher oder tiefer am Stamme einfällt. Oft kommt es nicht zur Ausbildung eines merkbaren Maximums, sondern die Jahresringe behalten den ganzen Stamm entlang ungefähr dieselbe Breite.

Bei ein paar untersuchten Kiefern fand Schwarz (1899, p. 208) von unten her gerechnet zuerst eine Abnahme (von der Verdickung an der Stammbasis?) und sodann eine Zunahme der Jahresringbreite, die etwas über dem Kronenansatz ein Maximum erreichte. Als Normalverhältnis fand Schuppen (1889), daß die Jahresringbreite bei den Nadelbäumen im Stamme von unten nach oben hin zunimmt, ein Maximum erreicht und dann wieder abnimmt. Das Maximum der Jahresringbreite liegt nach demselben Verfasser wie auch nach Nördlinger (1872, p. 15) um so höher über dem Erdboden, je näher der Jahresring der Peripherie des Stammes liegt.

Auch nach Örtenblad (1888, p. 17) und Mer (1892a, p. 243) gestaltet sich die Sache verschieden bei jungen Bäumen und bei solchen in ihrem kräftigsten Alter. Die genannten Forscher fanden doch in der Regel das entgegengesetzte Verhältnis vorherrschend. Bei jungen Bäumen, vor allem bei solchen im Massiv, erwiesen sich nämlich die Jahresringe oft bedeutend breiter in den mittleren und oberen Partien als in den unteren. Bei älteren Bäumen war dagegen das Verhältnis umgekehrt, ausgenommen (Mer) wenn die Massiven zu dicht waren.

In bezug auf Äste und Zweige gilt nach R. Hartig (1870, p. 507; 1871, p. 70) dieselbe Regel wie für den innerhalb der Baumkrone liegenden Teil des Hauptstammes.

Der Unterschied zwischen den Ringbreiten kann sehr wesentlich werden, und R. Hartig (1870, p. 506) gibt an, daß Bäume aus geschlossenem Hochwalde mit hohem Kronenansatz eine oft um das doppelte bis dreifache nach oben zunehmende Jahresringbreite zeigten.

Als die entscheidenden Faktoren bei der Verteilung der Dickenzunahme betont R. Hartig (1891, p. 271) die Menge der an den verschiedenen Punkten zu Gebote stehenden Bildungstoffe, den Zeitpunkt, zu welchem die Kambialtätigkeit an denselben ihren Anfang nimmt, wie auch die Temperaturverhältnisse, unter denen der genannte Wachstumsprozeß vor sich geht.

Diese Ursachen dürften die wichtigsten sein, aber es kommen sicher noch andere hinzu.

Wie erwähnt, steht die Verteilung der Dickenzunahme in enger Relation zur Ausbildung der Krone, aber mit einer Vergrößerung derselben nimmt nicht nur die Quantität der Assimilationsprodukte sondern vor allem die Größe des Transpirationsstromes zu, was eine Vergrößerung des Wasserleitungsapparats besonders in den unteren Partien des Stammes herbeiführen muß.

Der Bau eines Baumes ist aus mechanischem Gesichtspunkt gut abgewogen, und eine stark entwickelte Krone erfordert schon auf Grund ihrer größeren Schwere einen auf die Basis zu kräftigeren Stamm. Hierzu kommt, daß die Krone ihre größte Entwicklung bei freistehenden, demnach dem Winde relativ ausgesetzten Bäumen erreicht.

Nicht angeführte Literatur: Büsgen 1897, p. 95. R. Hartig 1871, p. 73; 1882, p. 122; 1888b, p. 53; 1892. von Mohl 1869, p. 1. Schwarz 1899, p. 146, 149, 204.

5. Breite in den verschiedenen Altersstadien des Baumes.

Obleich der Verlauf des Dickenwachstums der Holzgewächse durch eine Menge äußerer Umstände beeinflusst wird und demzufolge oft großen Unregelmäßigkeiten unterworfen ist, vergrößert sich doch in der Regel mit der Zunahme der Baumkrone auch die Breite der Jahresringe. Wenn die Ringbreite einen gewissen maximalen Wert erreicht hat, was bei verschiedenen Arten in verschiedenem Alter eintritt, bleibt sie entweder auf diesem eine längere Zeit stehen, um alsdann langsam oder rasch abzunehmen, oder auch beginnt die Abnahme unmittelbar. Man kann demnach im allgemeinen drei bzw. zwei Perioden unterscheiden, nämlich: 1. Zunahme, 2. Konstanz und 3. Abnahme, oder 1. Zunahme und 2. Abnahme.

de Candolle (1832, p. 976) gibt 50 bis 70 Jahre als die normale Dauer der ersten Periode bei unseren gewöhnlichen Bäumen an.

Bei *Quercus pedunculata*, bei welcher Lignier (1905, p. 184) drei Perioden fand, erstreckte sich die erste auf 23 Jahre und die zweite vom 24. bis zum 60. Jahre.

Zwei Perioden fanden Bravais & Martins (1842, p. 33) bei der Kiefer. Das Untersuchungsmaterial stammte von Straßburg. Eine Zunahme der Ringbreite konnte bis zu einem Alter von 40 bis 50 Jahren beobachtet werden. Hierauf nahm dieselbe ab, zuerst langsam, dann, als der Baum ca. 100 Jahre erreicht hatte, mit sehr bedeutender Schnelligkeit.

Im nördlichen Schweden wird nach Örtenblad (1888) das Maximum bei der Kiefer während des ersten oder zweiten Jahrzehntes erreicht, worauf eine gleichmäßige, sehr langsame Abnahme beginnt. Auf den trockenen Heiden Nord-Finnlands fand Lakari (1915, p. 181) bei derselben Art ein sehr geringes Dickenwachstum während der ersten Jahrzehnte. Nach erreichten ca. 40 Jahren wurde ein auffallender Umschwung bemerkt, und im Alter von 70 bis 75 Jahren wurde ein Maximum erreicht, worauf ein langsames Sinken eintrat.

Nach verschiedenen Forschern bleiben Fichten und Tannen in ihrer Jugend in der Entwicklung zurück, und die größte Breite der Ringe tritt daher bei diesen später ein als bei der Kiefer. Im Widerspruch hierzu steht doch eine Angabe von R. Hartig (1892, p. 181), basiert auf einer Untersuchung von fünf im geschlossenen Bestande aufgewachsenen Fichten. Interessant ist, daß Wiesner (1872, p. 99) bei nordischen Treibhölzern vom *Abies*-Typ die unbedingt größte mittlere Breite bei den inneren Ringen fand.

Wie wir vor allem durch Kanngießer's Untersuchungen wissen, zeigen die Sträucher in der Regel dieselbe Variation in bezug

auf die Ringbreite in verschiedenen Altersstadien, die eben bei den Bäumen beschrieben worden ist. Einige Arten zeigen doch einen anderen Verlauf, und bei gewissen Individuen erfahren die Jahresringe überhaupt keine wesentlichen Breiteschwankungen (Kanngießer 1906, p. 473). Die Ringe des Rosenholzes u. a. m. nehmen von innen nach außen ab, indem meistens der erste Jahresring der stärkste ist (l. c., p. 475; Kanngießer 1905, p. 321, 323). Schließlich können die innersten Ringe gut entwickelt sein, von engen Ringen, die sich nach außen verbreitern, gefolgt werden, ein Maximum erreichen und dann wieder schmaler werden (l. c., p. 323).

Erleidet die allgemeine Regel von dem Verhältnis zwischen der Reihenfolge und Breite des Ringes häufige Ausnahmen schon bei Holzpflanzen unter normaleren Verhältnissen, so ist dies in weit höherem Grade der Fall bei alpinen solchen. Hier können Ringe von 20 bis 30 Zellagen neben solchen vorkommen, die aus ein paar bestehen, und im großen ganzen sind die Unregelmäßigkeiten so groß und häufig vorkommend, daß man hier keinerlei Gesetzmäßigkeit verspüren kann (Rosenthal 1904, p. 12). Die innere Periodizität kommt vollkommen zu kurz gegenüber den hier alles bestimmenden äußeren Faktoren.

Nicht angeführte Literatur: Blomkvist 1881, p. 38; 1883; 1897, p. VI. Büsgen 1897, p. 95. Douglass 1914. H. Fischer 1885, p. 303, 314. R. Hartig 1882, p. 57; 1891, p. 267. Huntington 1914. Kraus 1864, p. 147. Lindman 1883. von Mohl 1869, p. 2. Nördlinger 1860, p. 21. Schwarz 1899, p. 45.

6. Ringbreite und Polhöhe.

Ebenso wie die Deutlichkeit des Jahresringes unterliegt die Breite desselben einem Wechsel mit dem Breitengrade, und der Unterschied zwischen derselben bei Bäumen in den Tropen und bei den Vorposten am weitesten nach Norden ist sehr beträchtlich.

Aus den warmen gemäßigten Zonen kenne ich keine Angaben, aber allem Anschein nach dürfte doch die jährliche Dickenzunahme hier recht bedeutend sein.

Nördlinger (1864, p. 164) gibt an, daß die Eiche auf der Südseite der Alpen und in Süddeutschland dichteres Holz (= breitere Jahresringe) entwickelt als in Norddeutschland, und daß die Fichte und die Kiefer in Deutschland weit breitringiger wachsen als in Schweden und im nördlichen Rußland. Es ist ja auch eine bekannte Sache, daß die Holzqualität der Nadelbäume, die bei relativ langsamer Dickenzunahme am besten ist, bis zu einem gewissen Grade mit dem höheren Breitengrade steigt.

Bravais & Martins (1842, p. 23) haben folgende Maße von der Ringbreite bei der Kiefer in verschiedenen Polhöhen gegeben. Die Ziffern bilden die Mittelwerte von 25 oder 50 Ringen.

	Kaofjord 70° n. Br.	Pello 67° n. Br.	Gäffe 60° n. Br.	Halle 51° n. Br.	Straßburg 48° n. Br.
Ringbreite max.	1,90	2,21	4,52	5,98	9,3
in mm min.	0,16	0,22	0,32	0,31	0,5

Ähnliche Angaben liegen bei Örtenblad (1888, p. 17) über dieselbe Art aus dem nördlichen Schweden vor. Eine deutliche Steigerung des Dickenwachstums ist gegen Süden zu verspüren.

Noch weiter auf die Pole zu, innerhalb der kalten Zonen, geht, wie im folgenden (p. 305) näher erörtert werden wird, die Breite der Jahresringe auf ein Unbedeutendes herab.

Eine größere Höhe über dem Meeresspiegel übt ja denselben Einfluß auf das Klima aus wie ein nördlicherer Breitengrad und demnach auch auf das Dickenwachstum der Bäume. So erhellt aus den zahlreichen Angaben H. & A. Schlagintweit's (1850, p. 567 ff.), Rosenthal's (1904) und Kanngießers (1910, 1913) über die Ringbreite auf verschiedenen Niveaus in den Alpen wie in anderen höheren Gebirgen, daß dieses mit der größeren Höhe eine bedeutende Abnahme erleidet.

Nicht angeführte Literatur: Agardh 1870, p. 101 ff. R. Hartig 1885, p. 105. Lindman 1883.

Kapitel 2.

Die Ausbildung des Jahresringes in den kalten Zonen.

Längen- und Dickenwachstum nehmen bekanntlich mit den höheren Breitengraden beträchtlich ab. In den kalten Zonen geht die Ringbreite oft auf ein Unbedeutendes herunter, während gleichzeitig der anatomische Bau des Jahresringes von dem für die Art charakteristischen oder in den gemäßigten Zonen gewöhnlichen mehr oder weniger abweichend wird. An der Grenze des Baumwuchses auf hohen Bergen herrschen ja auch unter südlicheren Breiten die gleichen klimatischen Verhältnisse und ist die Ausbildung der Jahresringe dieselbe wie in den kalten Zonen (H. & A. Schlagintweit 1850, p. 567 ff.; Rosenthal 1904; Kanngieser 1910 und 1913).

1. Bau.

Man kann bei den arktischen Koniferen zwei verschiedene Typen von Jahresringen unterscheiden. In dem einen dominieren dickwandige, in dem anderen dünnwandige Elemente (Ingvarson 1903, p. 29 ff.). Bei dem ersteren Typ fehlt die dünnwandige Zone entweder vollständig, oder auch ist sie auf eine einzige oder nur ganz wenige Zellenreihen reduziert. Die inneren Elemente innerhalb des Ringes gehen unmerklich in die außerhalb liegenden über. Derartiges Holz ist sehr hart und fest. Die Jahresringe sind sehr schmal. Kraus (1873—74, p. 114) fand diesen Typ bei ostgrönländischen Treibhölzern; und *Larix sibirica* wird durch denselben an der Grenze des Baumwuchses charakterisiert (Ingvarson 1903, p. 30).

Öfters scheinen doch die dickwandigen Elemente eine Reduktion zu erleiden. So gibt Agardh (1870, p. 104 ff.) an, daß schmale Jahresringe bei den lappländischen Kiefern zu $\frac{3}{4}$ ihrer Breite aus dünnwandigen Elementen bestehen (vgl. p. 316), und daß das gleiche der Fall ist mit von ihm untersuchten weißen Treibhölzern von Spitzbergen. Nach Rosenthal (1904, p. 13) charakterisiert dieser Bau gleichfalls die Nadelbäume an der Grenze des Baumwuchses in den Alpen und nach von Middendorff (1864) solche sibirischen Lärchen, die auf südlicheren Breitengraden oder unter relativ günstigen Bedingungen gewachsen sind.

Im eigentlichen Sinne dickwandige Elemente entbehren auch, wie vor anderen H. E. Petersen (1908, 1908a) gezeigt hat, grönländische Formen der Familien *Pirolaceae*, *Ericaceae* und *Diapensiaceae*. Ein nennenswerter Unterschied zwischen Früh- und Spätholz ist hier im allgemeinen nicht vorhanden.

Die Reduktion der Jahresringbreite kann sich sowohl in der Arktis wie in den Alpen so weit erstrecken, daß die Ringe oft, wie z. B. bei *Empetrum* und *Myrtillus uliginosa*, in radialer Richtung nur aus einem Gefäß und einer Holzparenchymzelle (Kihlman 1890, p. 213; Rosenthal 1904, p. 12) oder aus zwei Koniferen-Tracheiden (l. c., p. 12) bestehen.

Bei einem Vergleich zwischen der Holzstruktur alpiner Weidenarten, *Rhamnus pumila*, *Ribes alpinum* u. a., mit der von in der Ebene erwachsenen Individuen derselben Arten, fällt, sagt Rosenthal (1904, p. 20), sofort die mächtige Entwicklung des Leitungsgewebes im Holzkörper der Alpenexemplare auf. Dieser Unterschied findet sich nicht bei immergrünen Holzpflanzen.

2. Hervortreten.

Mit den vorstehenden Beschreibungen wurde bereits indirekt erwähnt, daß die Jahresringe in den kalten Zonen oft schwach hervortreten und zuweilen kaum zu unterscheiden sind. Bei einem Kiefern-
zweig aus dem nördlichsten Schweden waren die Jahresringgrenzen zum Teil ganz verwischt (vgl. p. 314). Auf Seite 294 wurde bemerkt, wie die Deutlichkeit, mit welcher die Jahresringe hervortreten, wenigstens bei mehreren Arten ihre größte Schärfe bei einer gewissen klimatischen Periodizität erreicht, welche nicht die größte ist, unter welcher die betreffende Art leben kann, und von hier aus sowohl auf die Pole, wie den Äquator zu, abnimmt.

Die bei grönländischen dikotylen Sträuchern und Halbsträuchern beobachtete schwache Markierung der Ringe ist doch nach H. E. Petersen (1908, 1908a; vgl. oben) nicht so sehr im arktischen Klima zu suchen wie in einem systematischen Charakter; dänische Individuen von Arten, die auch im arktischen Gebiet vorkommen, zeigen sogar schwächere Jahresringbildung als arktische solche.

3. Breite.

Was in erster Linie die Jahresringe arktischer Hölzer charakterisiert, ist die geringe Breite derselben. Es wurde bereits hervorgehoben, daß dieselben in radialer Richtung oft nur aus einem Gefäß und einer Holzparenchymzelle resp. aus zwei Koniferen-Tracheiden zusammengesetzt sind.

Nach Kihlman's (1890) Untersuchungen in Russisch-Lappland wachsen die Bäume hier außerordentlich langsam. 10- bis 25jährige Kiefern besaßen eine durchschnittliche Länge von 49 cm (l. c., p. 170). Die Zunahme in Dicke stand in Proportion zu der in Länge.

Sowohl Bäume als Sträucher erreichten ein bedeutendes Alter, und nach sehr mäßiger Berechnung waren die älteren Kiefern bei Uimjok etwa 600 Jahre alt (l. c., p. 217).

Nach dem genannten Verfasser (l. c., p. 223) sei erwähnt, daß die mittlere Jahresringbreite bei 8 Bäumen von *Betula nana* im Alter von 38 bis 75 + X Jahren von 0,17 bis 0,34 mm variierte. Von 9 *Dryas octopetala* im Alter von 44 bis 108 + X Jahren besaß der am langsamsten wachsende eine mittlere Ringbreite von 0,04 und der am schnellsten wachsende eine solche von 0,14 mm (l. c., p. 226). Die Ringbreite bei anderen Bäumen und Sträuchern erreichte ähnliche Ziffern.

Ebenso langsam wenn nicht noch langsamer erfolgt nach Kraus (1873) das Dickenwachstum in Ostgrönland. So variierte bei fünf

40- bis 80jährigen Individuen von *Betula nana* die Ringbreite von 0,07 bis 0,23 mm. (Die mittlere Ringbreite bei einem 10jährigen Individuum im Botanischen Garten zu Würzburg wird auf 1,6 mm angegeben.) Ein 85jähriges Individuum von *Waccinium uliginosum* besaß eine mittlere Ringbreite von 0,035 und ein 93jähriges solche von 0,032 mm. (Ein anderes von 11 Jahren aus dem Botanischen Garten in Erlangen besaß eine Ringbreite von 0,7 mm.)

Auch in den Alpen bleibt die Ringbreite in den meisten Fällen hinter dem für das unbewaffnete Auge Sichtbaren weit zurück und kann hier auf ähnliche Ziffern heruntergehen (H. & A. Schlagintweit 1850, p. 567; Rosenthal 1904, p. 7 ff.; Kanngießer 1910 und 1913).

Nicht angeführte Literatur; Bravais & Martins 1842. Kanngießer & Graf zu Leiningen 1909. Kraus 1872. Örtenblad 1881. Wiesner 1872.

Kapitel 3.

Die Ausbildung des Jahresringes in den Tropen.

1. Allgemeines.

Vor ein paar Jahrzehnten sagte Jost (1891, p. 609), es sei noch eine ungelöste Frage, ob tropische Holzpflanzen Jahresringe besitzen oder nicht, und selbst wenn wir nun einen Schritt weiter gekommen sind und wissen, daß dies häufig der Fall ist, ist es noch unbekannt, wie viele Zonenbildungen aufzufassen sind.

Abgesehen von dem anatomischen Bau meint man ja mit Jahresringen alle solchen Zonen im Holz, die nach ihrer Bildung mit den Vegetationsperioden des Baumes zusammenfallen. Um zu entscheiden, inwiefern man es mit solchen zu tun hat, ist es demnach nötig, die Entwicklung des Baumes zu verfolgen, während diese einen Kreislauf zurücklegt. Derartige Untersuchungen sind im Sudan von Perrot & Gérard (1907, p. 26) vorgenommen worden und zeigen, daß die Kambialtätigkeit hier die Zeit Januar-Oktober umfaßt, und daß wie bei uns eine Zuwachszone während der Vegetationsperiode gebildet wird (vgl. p. 348). Später hat Simon (1914) ähnliche Untersuchungen in Buitenzorg, Java, ausgeführt, wo das Klima das ganze Jahr hindurch sehr gleichmäßig ist, und aus denselben scheint hervorzugehen, daß die Periodizität des Kambiums auch hier im großen ganzen mit der der Blätter parallel läuft (p. 349). Da nun die Zonenbildungen einer periodischen Aktivität des Kambiums zugeschrieben werden müssen, dürfte es deutlich werden, daß die Mehr-

zahl solcher mit Jahresringen zu vergleichen sind. Hierfür spricht auch der von mehreren Verfassern hervorgehobene Sachverhalt, daß gewöhnlich nur laubfällende Holzpflanzen in einem sehr gleichmäßigen Klima Zuwachszonen ausbilden (vgl. p. 352 wie Ursprung 1904). Nach Koorders (1898, p. 362), welcher 10 Jahre hindurch die Verhältnisse auf Java studiert hat, zeigt sich hier der kausale Zusammenhang zwischen Laubfall und Jahresringbildung sehr auffallend. „Denn bei allen solchen von mir untersuchten javanischen Baum-species, welche sich (wie zahlreiche Arten der dauernd feuchten Bergwälder) das ganze Jahr hindurch in einem fast ganz gleichmäßigen Klima befinden und nie periodisch das ganze Laub (oder den größten Teil des Laubes) abwerfen, konnte ich nie deutliche Jahresringe wahrnehmen. Und nur bei solchen javanischen Holzarten habe ich ‚Jahresringe‘ deutlich wahrnehmen können, bei welchen der Laubabwurf periodisch stattfindet, sei es denn, daß der Baum wie *Tectona* auf dem ursprünglichen Standort periodisch alle Blätter zugleich abwirft, oder sei es, daß periodisch ein großer Prozentsatz des Laubes abgeworfen wird.“

Mit wirklichen Jahresringen hat man es schließlich bei den Nadelbäumen zu tun.

Das Vorkommen wirklicher Jahresringe bei tropischen Holzpflanzen kann demnach als bewiesen angesehen werden, und eine soeben erschienene Arbeit von A. Link (1915), in welcher dieser die Meinung äußert, daß die Zonenbildungen tropischer Holzpflanzen nicht als Jahresringe aufzufassen sind, weil sie in der Mehrzahl der von ihm untersuchten Fälle nicht mit dem Alter der Bäume in Jahren übereinstimmen, hebt diese Behauptung nicht auf. A. Link's Äußerung ist unleugbar befremdend, da es ein wohlbekanntes Verhältnis ist, daß die Holzpflanzen in einem Klima wie dasjenige West-javas, von wo A. Link's Material stammt, mehrere Vegetationsperioden im Laufe eines Jahres durchlaufen können, ebenso wie auch, daß eine Zonenbildung stets oder unter gewissen Umständen ausbleiben kann. Obwohl es gleichfalls eine allgemein bekannte Sache ist, daß die Jahresringbildung auf das intimste mit der Rhythmik der Pflanzen von Bewegung und relativer Ruhe zusammenhängt — gerade hierin unterscheidet sie sich ja von Zonenbildungen anderer Art —, welche letztere in den meisten Fällen durch einen Laubfall gekennzeichnet ist, hat A. Link in der ganzen Arbeit mit keinem einzigen Wort den genannten Prozeß oder andere Vorgänge, aus welchen man einen Einblick in die Periodizität der Bäume erhalten kann, erwähnt. Unter derartigen Umständen lassen sich natürlich keine Schlußfolgerungen über die Natur der beobachteten Zonen aus A. Link's Arbeit ziehen. Daß es sich wenigstens in einigen Fällen um Jahresringe handelt, dürfte recht sicher sein.

Moll & Jansonius (1906, p. 37) bringen, was die Tropen anbelangt, die Bezeichnung „Zuwachszone“ als Ersatz für „Jahresring“ in Vorschlag. Beide sind ungeeignet, indem die eine zu viel, die andere zu wenig sagt. Am besten dürfte es sein, die Bezeichnung „Jahresring“ in den Fällen, wo man mit Sicherheit weiß, daß die Zone einer Vegetationsperiode entspricht, in anderem Falle aber die Bezeichnung „Zuwachszone“ zu benutzen.

Aus dem Gesagten geht hervor — und dies möchte ich ausdrücklich betonen —, daß es ungewiß ist, ob alle nachstehend angeführten Zonenbildungen wirkliche Jahresringe sind, wie auch, ob alle mitgeteilten Daten sich auf solche beziehen.

2. Bau.

In den Tropen besitzen die Jahresringe häufig, so z. B. stets bei den Nadelbäumen, dieselbe regelmäßige Ausbildung mit abwechselnden Schichten von weitlumigem Frühholz und englumigem Spätholz, die in den gemäßigten Zonen für dieselben kennzeichnend ist, aber in einer großen Anzahl, vielleicht der Mehrzahl Fälle kommt die Zonenbildung in verschiedenen anderen Weisen zustande.

Moll & Jansonius (1906, p. 61), die eine sehr große Menge Hölzer von Java untersucht haben, geben an, daß die Periodizität innerhalb der Zuwachszonen in der Weise auftreten kann, daß die Perioden der verschiedenen Merkmale je eine Zunahme und eine Abnahme zeigen, so daß Minimum oder Maximum nicht mit der Begrenzung der Zuwachszonen zusammentreffen, sondern eine mittlere Lage einnehmen, meist etwas mehr nach dem Frühholz zu.

Und Klebs (1914, p. 90) sagt zunächst im Hinblick auf die von A. Link (1915) beschriebenen Zonenbildungen: „In Wirklichkeit erkennt man die Ringe nur deshalb, weil an schmalen Stellen etwas Engholz gebildet worden ist, durch radiale Verkürzung der Holzfasern oder von Parenchym, während typisches Weitholz in vielen Fällen nicht besonders ausgebildet ist.“

Mit diesen Verhältnissen hängt die für tropische Hölzer eigentümliche Lage der Wasserleitungszone zusammen. In der großen Mehrzahl Fälle sind die Gefäße nämlich gleichmäßig oder ziemlich gleichmäßig innerhalb des ganzen Jahresringes verteilt, aber, wenn sie in einem Teil zahlreicher vorkommen, ist dies öfter im mittleren als im inneren der Fall. Die Größe des Lumens der Gefäße erreicht gleichfalls ihren höchsten Wert bald im inneren, bald im mittleren Teil, wenngleich zumeist im letzteren.

Perrot & Gérard (1907, p. 26) betonen, daß bei von ihnen untersuchten Hölzern aus dem Sudan das Gewebe, das sich im Januar

bis März bildet, mehr parenchymatisch ist, während dasjenige, das während der Zeit abgesetzt wird, die unserem Herbst entspricht, mehr fibrös ist. Die Anzahl und die Dimensionen der Gefäße sind auch durch die Zeit ihrer Entstehung beeinflusst. Sie sind zahlreich und englumig in dem Holz, das im Januar-Mai abgesetzt wurde, lichter und größer in dem im Juni-Oktober entstandenen.

Nicht angeführte Literatur: Geiger 1915. Jansonius 1914. Jost 1891, p. 609. Molisch 1879. Moll & Jansonius 1908. Reiche 1897. Saupe 1887. Unger 1847, p. 267. Ursprung 1900, 1904. Wiesner 1873, p. 520ff.

3. Hervortreten resp. Fehlen.

Was die Deutlichkeit der Jahresringe anbelangt, so sind in den Tropen alle Grade zu finden. Es gibt Bäume, bei welchen sie ebenso groß ist wie jemals in den gemäßigten Zonen, und es gibt Bäume, bei welchen sie so schwach ist, daß die Jahresringe nur mit größter Schwierigkeit zu unterscheiden sind. Es ist nicht ungewöhnlich, daß dieselbe Art je nach den Umständen deutliche Jahresringe besitzt oder solcher ganz entbehrt (siehe p. 351). Ein Beispiel sei hier erwähnt. Es handelt sich um *Diospyros virginiana*, welche, während sie in den Tropen jeglicher Spur von Jahresringen entbehrt, im Botanischen Garten zu Wien eine scharfe Grenze zwischen Spät- und Frühholz aufwies (Molisch 1879, p. 60). Hinsichtlich der Erklärung für die verschiedene Deutlichkeit resp. das Fehlen erlaube ich mir auf Seite 293 zu verweisen.

Nach Moll & Jansonius (1906, p. 36) ist es oft etwas schwierig die Grenzen der Zuwachszonen zu beobachten, zumal wenn man sich zu der mikroskopischen Untersuchung beschränkt; oft sind sie mit bloßem Auge besser zu unterscheiden.

Bei einer Menge Arten wie gleichfalls bei mehreren ganzen Gruppen von Holzpflanzen sollen Jahresringe fehlen, aber ob es sich um Unfähigkeit solche zu entwickeln oder um eine zu schwache Periodizität des Klimas handelt, darüber wird man gewöhnlich in Unkenntnis gelassen (vgl. p. 293, 357).

Unfähigkeit Zonen zu bilden zeigen nach Holtermann (1907, p. 196) vor anderen eine große Anzahl Leguminosen, Guttiferen und *Ficus*-Arten. Sie bilden gar keine Zuwachszonen, obgleich sie ihre Blätter abwerfen. — Auch Schlingpflanzen, die ohne Anomalien sind, besitzen nach ebengenanntem Verfasser (l. c., p. 202) keine Jahresringe. Dies gilt sowohl von denjenigen, die in gleichmäßigen Klimaten leben, als von denen, welche in Gegenden mit längerer Trockenperiode vorkommen.

Im übrigen finden sich zahlreiche Angaben über Jahresringlosigkeit bei tropischen Bäumen bei Schacht (1858, p. 62; 1860, p. 97), Kraus (1864, p. 146), Moeller (1876), Gamble (1881), Saupe (1887), Ursprung (1900), Bargagli-Petrucci (1903), Moll & Jansonius (1906, 1908), Jansonius (1914) u. a. m. (siehe auch p. 310 ff.).

Ein sicherer Fall von überzähligen Jahresringen, d. h. mehr Ringen als normale Vegetationsperioden, dürfte aus den Tropen nicht bekannt sein. Eine Ausbildung von zwei bis zu mehreren Ringen während eines Jahres ist doch natürlich recht gewöhnlich, da verschiedene Bäume jährlich mehr als eine Vegetationsperiode durchlaufen (vgl. p. 350). So ist angegeben, daß ein 34- oder 35jähriger Baobab 68 Ringe besaß, was daher rührte, daß jedes Jahr zwei Zeiten großer Trockenheit sich einstellten, die den Gang der Vegetation unterbrachen (Anonymus 1844). Eine *Phytolacca* setzte jedes Jahr wenigstens zwei Ringe ab (Warring 1877), und eine 7jährige *Theobroma Cacao* besaß 22 Zonen (Holtermann 1907, p. 198; vgl. A. Link 1915, p. 373, 392). Der erwähnte Kakaobaum verlor seine Blätter regelmäßig dreimal jährlich und stand nach jedem Laubfall einige Zeit ganz kahl.

Obgleich die Angaben von unterzähligen Jahresringen sehr spärlich sind, hat man doch alle Ursache zu vermuten, daß solche ganz allgemein vorkommen. Die Unterzähligkeit kann sowohl durch eine geringere sowie durch eine mehr ausgeprägte klimatische Periodizität als die normale zustande kommen. Im ersten Falle müssen die Bäume unter gewöhnlichen Verhältnissen Jahresringe ausbilden, im letzteren solchen entbehren. — Holtermann (1907, p. 199) gibt an, daß laut Angabe mehr als 30 Jahre alte Bäume bei Aden nur 5 bis 6 Ringe besaßen und fügt hinzu, daß es hier oft ein bis drei Jahre hindurch nicht regnet.

Nicht angeführte Literatur: de Bary 1877, p. 518. Conrad 1910. Groom & Rushton 1913. Nördlinger 1864, p. 11. Sanio 1863, p. 391 ff. Schacht 1862. Unger 1847, p. 267. Ursprung 1904. Winkler 1872.

4. Breite.

Oben (p. 300) wurde hervorgehoben, wie die Jahresringe, die im äußersten Norden außerordentlich schmal sind, mit dem niedrigeren Breitengrade in der gemäßigten Zone an Breite zunehmen. Ein weit lebhafteres Wachstum, als das hier der Fall ist, herrscht doch im allgemeinen in den Tropen, wo demnach die Zuwachszonen für die gleiche Länge der Vegetationsperiode wesentlich breiter werden. Die absolute Breite kann hier höchst beträchtlich werden.

Moll & Jansonius (1906, 1908) wie Jansonius (1914) haben eine Menge Angaben über die Ringbreite mitgeteilt. Sie haben, um einige Beispiele zu nennen, gefunden, daß dieselbe variiert: bei *Anonaceae* (Bd. 1, p. 107) von 0,5 bis 9 mm, bei *Guttifereae* (Bd. 1, p. 250) von 1 bis 5, bei *Sterculiaceae* (Bd. 1, p. 413) von 0,5 bis 19, bei *Tiliaceae* (Bd. 1, p. 476) von 1 bis 14 und bei *Meliaceae* (Bd. 2, p. 111) von 1,5 bis 25 mm.

Auffallend sind die großen Variationen. In erster Linie dürften dieselben spezifischen und individuellen Verschiedenheiten zuzuschreiben sein, während die Länge der Vegetationsperiode, Klima, Ernährungs- und andere Standortsverhältnisse natürlich auch von großer Bedeutung sind.

Kapitel 4.

Die Jahresringe der Nadelbäume, speziell das Hervortreten resp. Fehlen derselben.

Da natürlich die Ausbildung und Deutlichkeit resp. das Fehlen der Jahresringe bei den Nadelbäumen — außer den Koniferen seien hier die Ginkgoineen und Gnetineen behandelt — von speziellem Interesse ist für die Frage von der Bedeutung des Jahresringes bei der Beurteilung des Klimas älterer geologischer Perioden, werde ich auf dieses Kapitel etwas näher eingehen, als es mir bei der früheren Besprechung möglich war.

Im ganzen genommen zeigen bekanntlich die Nadelbäume eine beträchtlich schärfere Zonenbildung als die Laubbäume. Der Dichtenunterschied zwischen dem Weit- und dem Engholz erreicht hier den höchsten Grad, und das letztere bildet außerdem zumeist mehr oder weniger dunkle Zonen. Während der Bau des Holzes demnach geeignet ist die Zonen hervortreten zu lassen, leben alle Nadelhölzer in relativ periodischen Klimaten und werden in den Tropen vorwiegend auf höheren Gebirgen angetroffen. Die (relative) Ruheperiode, welche sie alle durchmachen dürften, kommt in der großen Mehrzahl Fälle in einer deutlichen Jahresringbildung zum Ausdruck, und bei allen in besagter Hinsicht untersuchten rezenten Arten mit Ausnahme von *Gnetum Gnemon* (im ostindischen Archipel einheimisch), wovon ein Individuum aus Buitenzorg untersucht worden ist (Strasburger 1891, p. 146), hat man Jahresringe vorgefunden¹⁾.

Verschiedene Angaben über Fehlen von Jahresringen oder schwache Ausbildung derselben liegen doch vor.

¹⁾ Kletternde tropische *Gnetum*-Arten besitzen bekanntlich anormales Dickenwachstum (vgl. Sluyter 1899).

Während Schacht (1858, p. 62; 1860, p. 97; 1862) angibt, daß *Araucaria brasiliana* (in der Bergregion des mittleren und südlichen Brasiliens zu Hause) sowohl auf Madeira als auch in Bonn Jahresringe entbehrt, wohl aber mit bloßem Auge sichtbare konzentrische Zonen oder, in Bonn, stellenweise mehr verdickte Zellenreihen, die jedoch niemals ringförmig zusammenhängen, aufweist, meint Göppert (1859, p. 6), es mit wirklichen Jahresringen bei einem Zweig aus Brasilien zu tun zu haben. Kraus (1864, p. 146) fand bei zwei untersuchten Individuen mit bloßem Auge schön hervortretende konzentrische Ringe. Unter dem Mikroskop lösten sich doch die Zonen vollständig auf bei dem einen Exemplar, indem die Zellen, was Lumen und Wanddicke anbelangt, allmählich ineinander übergingen. Das zweite Individuum dagegen besaß scharf begrenzte Jahresringe mit dünnwandigem Weitholz und dickwandigem Engholz. Ein von Winkler (1872) untersuchtes sterbendes Treibhausexemplar, das ca. 30 Jahre alt war, zeigte 18 vollständige Ringe. Und eine *A. brasiliana* aus Algier endlich besaß nach Strasburger (1891, p. 85) eine so undeutliche Begrenzung der Jahresringe, daß die Anzahl derselben sich nur durch die Tüpfeln, die sich an der letzten tangentialen Wand jeder Zuwachszone finden, bestimmen ließ. — Ich finde bei einem im Durchmesser 4,5 cm messenden Stamm aus dem Botanischen Garten in München¹⁾ mit unbewaffnetem Auge recht deutliche Ringe. Unter dem Mikroskop lösen sich dieselben hier und da vollständig auf, während an anderen Stellen Streifenzonen zu unterscheiden sind. Auf der einen Seite des Stammes finden sich ausgeprägte Rotholzzonen. — Zweige von einer *A. brasiliana* aus dem Gewächshaus in Alnarp (Südschweden), die sicherlich mehrere Jahre alt sind, besitzen ein durchweg gleichartiges Holz, während ein junger Zweig aus Brasilien bei mittelstarker Vergrößerung wahrnehmbare Jahresringe aufweist.

Göppert (1859, p. 6) fand Jahresringe bei einer in Breslau kultivierten *Araucaria imbricata* (im südlichen Chile einheimisch), und Seward & Ford (1906, p. 339) unterschieden deutliche Ringe bei einem Individuum aus dem Botanischen Garten in Kew, während Strasburger (1891, p. 87) nur mit Schwierigkeit eine Zonenbildung bei einem solchen aus Bonn wahrnehmen konnte. Ein 6 jähriger Zweig zeigte Kraus (1864, p. 146) nur zwei Zuwachsringe.

In Rom und Kalkutta kultivierte *Araucaria excelsa* (einheimisch auf der Insel Norfolk) besaßen nach Göppert (1859, p. 6) Jahresringe, und eine solche aus Straßburg zeigte, gibt de Bary (1877,

¹⁾ Für die freundliche Übersendung dieses und anderer Stämme aus dem Botanischen Garten zu München bin ich Herrn Geheimrat Professor Dr. K. Goebel zu großem Dank verpflichtet.

p. 528) an, für das bloße Auge scharfe, mit starker Vergrößerung kaum zu unterscheidende Zonen, was darin seinen Grund hatte, daß jeder Ring der Hauptmasse nach aus dickwandigen, ziemlich gleichartigen Tracheiden bestand und nur an der Grenze gegen den nächstinnern eine schmale Zone dünnwandigerer Elemente enthielt. Kraus (1864, p. 146) konnte bei einem 2jährigen Zweig keine Andeutung von Differenzierung des Holzes verspüren. Von Seward & Ford (1906, p. 339) untersuchte Individuen besaßen keine deutlichen Ringe. Nach dem was Kraus (l. c.) angibt, hatte Link einen 10jährigen Ast untersucht und nur 3 Ringe gefunden. — Bei einem Stamm (Durchmesser 4,5 cm) derselben Art aus dem Botanischen Garten in München treten für das bloße Auge scharfe Rothholzonen und zwischen diesen recht dichte und feine Ringe hervor, die sich unter dem Mikroskop als Streifenzone erweisen. Sie sind ganz undeutlich und stückweise gar nicht zu unterscheiden. Rothholzonen finden sich auf allen Seiten, aber jede einzelne Zone erstreckt sich niemals um den ganzen Stamm herum.

Göppert (1859, p. 6) gibt an, daß *Araucaria Cunninghamii* (im östlichen Australien einheimisch) Jahresringe besitzt, und bei einem Stamm (Durchmesser 5,3 cm) aus dem Botanischen Garten in München finde ich für das bloße Auge scharf hervortretende Zonen. Auch bei Vergrößerung sind sie ganz deutlich, wo der Schnitt dick ist, aber oft gar nicht zu unterscheiden, wo er dünn ist, was darauf beruht, daß das Lumen der Zellen keine nennenswerte Veränderung innerhalb des Ringes erfährt, daß vielmehr die äußersten in demselben abgesetzten Elemente nur durch eine dunklere Farbe und unbedeutend dickere Wände hervortreten, auf solche Art eine schmale Streifenzone bildend. Ein Zweig aus Sidney, Neusüdwaales, der sicherlich mehrere Jahre alt ist, ist ganz jahresringlos.

Im Stamm einer *Araucaria Bidwillii* (im östlichen Australien einheimisch) aus dem Warmhaus im Botanischen Garten zu Cambridge fanden sich keine oder nur sehr schwache Jahresringe (Seward & Ford 1906, p. 339).

Moeller (1876, p. 314) gibt an, daß *Agathis (Dammara) alba* (auf den Malaiischen Inseln und den Philippinen einheimisch) undeutliche Jahresringe besitzt, und Seward & Ford (1906, p. 341) sagen, daß solche bei *A. (D.) robusta* entweder fehlen bzw. sehr undeutlich sind. Conrad (1910, p. 31) bemerkt betreffend *A. (D.) Brownii*, daß eine Zonenbildung häufig, jedoch nicht immer zu erkennen ist. Dagegen fand Strasburger (1891, p. 88) deutliche Jahresringbildung bei *A. (D.) australis* aus Algier, und Penhallow (1907, p. 28) sagt, sie sei bei der Gattung überhaupt (im Malaiischen Archipel und bis nach Neuseeland verbreitet) mehr oder minder deutlich. — Ich finde bei *A. (D.) alba* aus Java deutliche, bei *A. (D.) orata* aus Neukale-

donien deutliche bis sehr deutliche und bei *A. (D.) Palmerstonii* aus Neuseeland recht deutliche Jahresringe.

Kraus (1864, p. 146) fand einen homogenen Holzkörper bei Ästen von *Callitris quadrivalvis* (in den Gebirgen des nordwestlichen Afrikas einheimisch), *Ginkgo biloba* (in China und Japan einheimisch) und *Widdringtonia juniperoides* (in Südafrika einheimisch). Moeller (1876, p. 310, 315) gibt an, daß der erstgenannte deutliche und *Ginkgo* sehr breite Jahresringe besitzt. Nach Nakamura (1883) ist bei *Ginkgo* die Jahresringgrenze scharf und nach Fujioka (1913, Taf. 18, Fig. 1) recht deutlich. — Ich finde bei zwei verschiedenen Zweigen von *Callitris quadrivalvis* aus Algier ziemlich deutliche bzw. sehr schwache Streifenzonengrenzen, bei solchen von *Ginkgo* aus Japan, Persien und Stockholm (in Zimmer kultiviert) resp. ziemlich deutliche, schwache und sehr schwache Grenzen und bei einem Zweig von *Widdringtonia juniperoides* aus Lüttich recht deutliche Streifenzonenecken. Im übrigen zeigen die Jahresringe der beiden Zweige von *C. quadrivalvis* keinen nennenswerten Unterschied, während sie bei denen von *Ginkgo* verschieden breit sind, und zwar am breitesten im Zweig aus Persien und am schmalsten bei dem aus Stockholm. — Ein Zweig von *Callitris Balansae* aus Neukaledonien (1000 m ü. d. M.) zeigt einen völlig homogenen Holzkörper auf der einen Seite, während auf der anderen Rotholz in konzentrischen Zonen auftritt.

Während Th. Hartig (siehe Kraus 1864, p. 146) einen 15- bis 20jährigen Ast von *Cupressus sempervirens* (im Mittelmeergebiet einheimisch) mit 3, und einen 25jährigen mit 9 Jahresringen erwähnt, geben Moeller (1876, p. 310) und Gamble (1881, p. 411) an, daß die Zuwachszonen deutlich sind. — Ein Zweig vom Libanon zeigt mir recht scharfe Ringe, und solche vom Kaukasus und aus Afghanistan haben undeutliche Streifenzonen. Der Zweig vom Libanon besitzt breite Ringe mit gut entwickelter Engholzzone, während die von den beiden letzteren Lokalitäten schmale Ringe ohne eigentlich verdicktes Engholz (jedoch typisches Rotholz) aufweisen. Dieses Engholz besteht zuweilen aus einer einzigen Schicht abgeplatteter Zellen. Stellenweise — die Ringe sind dann gleichzeitig sehr schmal — ist überhaupt keine Grenze zu unterscheiden.

Moeller (1876, p. 311) fand deutliche Ringe bei *Pinus Cedrus* (Libanon, Taurus, Atlas). Eine *Cedrus atlantica* vom Atlas, wo sie einheimisch ist, besaß nach Gothan (1905, p. 93) im Gegensatz zu einer bei Zürich kultivierten nur schlecht abgegrenzte Jahresringe. — Ich finde bei Zweigen und Stämmen von *C. Libani* von: dem Libanon sehr deutliche, Sizilien (Nr. 1) sehr scharfe, Sizilien (Nr. 2) deutliche, Seeland (kultiv.) scharfe und Stockholm (kultiv.) deutliche bis scharfe Ringe. Und bei in England und Seeland kultivierten *C. Deodara* sehr deutliche Jahresringgrenzen. Diese letztere Art zeigt auch in

anderen Beziehungen keine Abweichung in bezug auf die Ausbildung der Jahresringe, aber *C. Libani* von dem Libanon und Sizilien (Nr. 2) besitzen schmale Ringe mit schwach markierter Engholzzone; dieselbe von Sizilien (Nr. 1) zeigt breite Ringe mit ausgeprägter Engholzzone und dieselbe aus Seeland und Stockholm recht breite Ringe mit ziemlich schmaler Engholzzone.

Podocarpus (in Ostasien und der gemäßigten Zone der südlichen Halbkugel repräsentiert) entbehrt nach Nördlinger (1864, p. 11) in Brasilien Zuwachszonen gänzlich, zeigt aber nach Gamble (1881, p. 413) in Ostindien schwach markierte und nach Fujioka (1913, Taf. 18, Fig. 3, 6) in Japan schwache bis deutliche Ringe. *P. Beccarii* auf Borneo besitzt sehr deutliche Jahresringe (Bargagli-Petrucchi 1903). — Ich finde in jungen Zweigen von: *Podocarpus andina*, Chile, recht scharfe bis scharfe; *P. bracteata*, Java, recht scharfe bis scharfe; *P. chilina*, Chile, schwache bis deutliche; *P. cupressina*, Java, ganz undeutliche bis deutliche; *P. dactyloides*, Neuseeland, scharfe Jahresringe.

Bei *Pinus Strobus* (Kanada-Allgehanigebirge) fand Moeller (1876, p. 313) die Jahresringgrenzen etwas verwischt, während von mir untersuchte Zweige von den Vogesen und Seeland deutliche solche zeigen.

Bei *Thuopsis dolabrata* aus Japan finde ich im Gegensatz zu Nakamura (1883) und Fujioka (1913, Taf. 19, Fig. 21) undeutlich begrenzte Ringe.

Schwache bis nahezu ganz verwischte Ringbildung hat endlich Fujioka (1913) bei folgenden japanischen Arten bekannt gemacht: *Cephalotaxus drupacea* (Taf. 18, Fig. 7), *Libocedrus macrolepis* (Taf. 19, Fig. 23), *Pinus Koraiensis* (Taf. 24, Fig. 78) und *P. pumila* (Taf. 24, Fig. 82).

Dies sind die Angaben über Jahresringlosigkeit bzw. schwache Ausbildung der Jahresringe bei Koniferen unter normalen oder relativ normalen Bedingungen, die ich gefunden habe. Sonst werden diese auch in den Tropen als gut ausgebildet angegeben. So gibt Gamble (1881, p. 395) an, daß die Jahresringe der ostindischen Nadelbäume in der Regel scharf markiert sind. Dem stimmen Groom & Rushton (1913, p. 458) bei, die einige *Pinus*-Arten aus demselben Lande untersucht haben.

Außer von bereits besprochenen Arten habe ich junge Zweige von anderen solchen von verschiedenen Teilen der Erde untersucht:

		Jahresringgrenze
<i>Pinus parviflora</i> ^{1) 2)}	Yokohama, Japan	scharf
„ <i>Pinaster</i>	Ungarn, 1000 m ü. d. M.	deutlich
„ <i>ponderosa</i>	Utah, 1500 „	scharf
„ <i>pseudostrobus</i>	Mexiko, 7800 Fuß ü. d. M.	recht scharf
„ <i>pyrenaica</i>	Sizilien, 2—300 Fuß ü. d. M.	„ „
„ <i>rigida</i>	Brookland	„ „
„ <i>silvestris</i>	Stockholm	scharf
„ „	Kiruna, Lappland, Schweden	schwach bis ganz ver- wischt
„ <i>Taeda</i>	Virginien	recht scharf
„ <i>Teocote</i>	Mexiko, 8000 Fuß ü. d. M.	„ „
„ <i>virginiana</i>	Maryland	scharf
<i>Larix dahurica</i> ²⁾	Jakutsk, Sibirien	„
„ <i>dicihua</i>	Tirol, 1200 m ü. d. M.	sehr scharf
„ „	Stockholm	„ „
„ <i>Griffethii</i>	Sikkim, Ostindien, 11 000 Fuß ü. d. M.	„ „
<i>Picea excelsa</i>	Stockholm	„ „
„ „	Östersund, Jämtland, Schweden	scharf
„ „	Kiruna, Lappland, Schweden	deutlich bis scharf
<i>Tsuga Mertensiana</i>	Idaho	scharf
<i>Pseudotsuga Douglasii</i>	Colorado, 2400 m ü. d. M.	„
<i>Abies Pinsapo</i>	Algier	sehr scharf
<i>Cunninghamia sinen-</i> <i>sis</i> ²⁾	Nördl. China	recht scharf
<i>Cunninghamia sinensis</i>	England (kult.)	schwach
<i>Sequoia gigantea</i>	Seeland „	recht scharf
„ <i>sempervirens</i>	Kalifornien	deutlich bis scharf
<i>Cryptomeria japo-</i> <i>nica</i> ^{1) 2)}	Japan	sehr scharf
<i>Cryptomeria japonica</i>	Seeland (kult.)	„ „
<i>Taxodium distichum</i>	Washington	ziemlich scharf
„ <i>mucronatum</i>	Mexiko	scharf
<i>Glyptostrobus hetero-</i> <i>phyllus</i>	Kanton	sehr schwach
<i>Actinostrobus acumi-</i> <i>natus</i>	Östl. Australien	undeutlich

¹⁾ Vgl. Ursprung 1900.²⁾ Vgl. Fujioka 1913.

<i>Actinostrobus pyramidalis</i>	Östl. Australien	Jahresringgrenze deutlich bis sehr deutlich
<i>Frenula pyramidalis</i>	Neusüdwaies	undeutlich, Streifenzone
„ <i>rhomboidalis</i>	Sidney, Neusüdwaies	undeutlich, Streifenzone
<i>Widdringtonia cupressoides</i>	Japan	schwach bis deutlich
<i>Fitzroya patagonica</i>	Chile	scharf
<i>Libocedrus chilensis</i>	Nördl. Patagonien, 1000 m ü. d. M.	deutlich
<i>Thuja gigantea</i>	Oregon	„
„ „	Seeland (kult.)	sehr deutlich
„ <i>occidentalis</i>	Stockholm (kult.)	scharf
„ <i>orientalis</i>	Nagasaki, Japan	recht deutlich
„ „	Japan	deutlich
„ „	Seeland	„
<i>Cupressus Benthami</i>	Mexiko, 9000 Fuß ü. d. M.	recht undeutlich
„ <i>funnebris</i>	Östl. Himalaya	„ scharf
„ <i>glauca</i>	Portugal	undeutlich
„ <i>Lawsoniana</i>	Seeland (kult.)	scharf
„ <i>macrocarpa</i>	Kalifornien	sehr undeutlich
„ <i>torulosa</i>	Himalaya	„ „ Streifenzone
<i>Chamaecyparis obtusa</i> ^{1) 2)}	Japan	scharf
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	„	„
„ <i>pisifera</i> ^{1) 2)}	Nagasaki, Japan	sehr scharf
<i>Chamaecyparis pisifera</i>	Seeland (kult.)	scharf
<i>Juniperus Bermudiana</i>	Bermudainseln	undeutlich
„ „	Schweden (in Warmhaus kult.)	recht deutlich
„ <i>brevifolia</i>	Azoren	unmerkl. bis schwach
„ <i>chinensis</i> ^{1) 2)}	Japan	recht deutlich
„ „	Seeland (kult.)	„ „
„ <i>communis</i>	Stockholm	deutlich
„ „	Dovre, Norwegen	scharf
<i>βnana</i>		

¹⁾ Vgl. Ursprung 1900.²⁾ Vgl. Fujioka 1913.

<i>Juniperus communis</i>	Lappland, Schweden	Jahresringgrenze beinahe unmerklich
<i>β nana</i>		bis schwach
<i>Juniperus drupacea</i>	Hermon, Syrien	sehr scharf
" <i>excelsa</i>	Kaukasus	" "
" <i>foetidissima</i>	Sizilien	scharf
" <i>macrocarpa</i>	Pola, Istrien	recht scharf
<i>Saxegothaea conspicua</i>	Westl. Patagonien	undeutlich, Streifen- zone
<i>Dacrydium carinatum</i>	" "	unmerklich bis sehr schwach, Streifenzone
" <i>Colensoi</i>	" "	deutlich
" <i>cupressinum</i>	" "	sehr undeutlich, Strei- fenzone
<i>Torreya nucifera</i> ¹⁾ ²⁾	Yokohama, Japan	scharf
<i>Taxus baccata</i>	Sussex, England	nicht besonders deut- lich
" "	Armenien	deutlich
" "	Ostindien	"
" <i>canadensis</i>	New Hampshire	scharf
" <i>cuspidata</i> ²⁾	Japan	"
<i>Ephedra alata</i>	Ägypten	sehr undeutlich
" <i>Alte</i>	Ostindien	" deutlich
" <i>vulgaris</i>	Frankreich	" scharf
" <i>græca</i>	Algier	recht deutlich

Es dürfte zu bemerken sein, daß das Hervortreten der Jahresringe in erster Linie durch die Unmittelbarkeit des Überganges von Engholz zu Weitholz, nicht durch den größeren Unterschied zwischen Eng- und Weitholzelementen oder durch die Breite der Engholzzone bestimmt wird.

Außer den in der Tabelle angeführten Unterschieden in bezug auf die Ausbildung der Jahresringe bei den verschiedenen untersuchten Individuen derselben Art finde ich folgende:

Pinus silvestris, Stockholm: Jahresring breit mit stark entwickelter Engholzzone. Dieselbe, Kiruna: Jahresring sehr schmal mit zumeist einer einzigen, nicht verdickten Engholztracheide; dagegen kommen verdickte Elemente als Rotholz vor.

Picea excelsa, Stockholm: Jahresring breit, Engholzzone stark ausgebildet. Dieselbe, Östersund: Jahresring eng, Engholzzone sehr

¹⁾ Vgl. Ursprung 1900.

²⁾ Vgl. Fujioka 1913.

breit und ausgeprägt. Dieselbe, Kiruna: Ring schmal, Engholzelemente oft nur schwach (Rothholzelemente doch sehr stark) verdickt.

Juniperus communis βnana, Dovre: Jahresring breit, Engholzzone gut ausgebildet. Dieselbe, Lappland: Ring schmal, Engholz aus ein bis zwei schwach verdickten Tracheiden bestehend.

Bei den übrigen Arten, von welchen verschiedene Individuen untersucht sind, ist kein nennenswerter weiterer Unterschied in berührter Hinsicht vorhanden.

Überblicken wir also die zusammengestellten Tatsachen.

Wo die Nadelhölzer innerhalb der Wendekreise auftreten, handelt es sich zumeist um Arten, die hoch ins Gebirge aufsteigen, und alle dürften sie unter mehr oder minder periodischen Klimaverhältnissen leben. Wir finden auch im ganzen genommen sehr deutliche Jahresringe auf der ganzen Erde. Jahresringlosigkeit oder schwache Jahresringbildung wird in allen klimatischen Zonen angetroffen obwohl am häufigsten in den heißen. Die Schärfe kann in den Tropen vollends dieselbe Stärke erreichen wie jemals unter unseren Breiten, während sie in den kalten Zonen auf einer niedrigeren Stufe verharret. Jede einzelne Art bildet Jahresringe von verschiedenem Gepräge unter verschiedenen klimatischen u. a. Verhältnissen aus, aber im allgemeinen sind die Variationen, wenn die Bedingungen sich relativ normal gestalten, nicht allzu groß. Die Deutlichkeit ist in sehr hohem Grade spezifisch. Dagegen sehen wir, wie beispielsweise bei *Pinus silvestris* und *Juniperus communis βnana* die Jahresringe, die normal sehr scharf sind, unter sehr ungünstigen Bedingungen ganz verwischt werden (vgl. p. 314, 316). Bei gewissen Arten spielt das Klima nur eine sehr untergeordnete Rolle für die Zonenbildung, indem scharf markierte Ringe überhaupt unter keinen Umständen abgesetzt werden. Ich erinnere hier speziell an die verschiedenen *Araucaria*-Arten und *Callitris quadrivalvis*. Die denkbare Möglichkeit, daß dies zum Teil darauf beruhen könnte, daß die Bäume, in einem mehr gemäßigten Klima angepflanzt, nicht unmittelbar scharfe Zuwachszonen absetzen können aus einer rein inneren Trägheit, sondern eine Anzahl Generationen erfordern, damit sie sich akklimatisieren können, dürfte aus dem Grunde außer Betracht bleiben können, weil das Klima innerhalb der natürlichen Verbreitungsgebiete der betreffenden Arten wenigstens eine gewisse Periodizität besitzt.

Wie die Jahresringbildung sich in einem sehr gleichmäßigen Klima verhalten würde, darüber können wir uns zurzeit keine eigentliche Vorstellung bilden. Untersuchte Treibhausexemplare von *Araucaria*-Arten und anderen zeigen keine oder schwache Jahresringe (vgl. p. 310 ff.).

Alles in allem: Für die Deutlichkeit der Jahresringe bei den Nadelbäumen ist der spezifische Charakter in erster Linie bestimmend. Erst an zweiter Stelle kommen klimatische und andere äußeren Faktoren. Von einer gewissen, relativ schwachen Klimaperiodizität wird die Schärfe der Jahresringe nur unbedeutend und bis zu einem gewissen Grade mit einer fühlbareren Ausprägung der genannten Periodizität gesteigert.

Kapitel 5.

Das Dickenwachstum störende Faktoren und anormale Ausbildung des Jahresringes¹⁾:

Häufig besitzen die Jahresringe nicht die oben beschriebene normale Ausbildung, indem sie bald eine Reduktion durch eine Anzahl hemmender Faktoren erleiden, bald eine Entwicklung über das Normale erfahren unter außergewöhnlich günstigen Witterungs- und Ernährungsverhältnissen, bald schließlich in anderer Weise modifiziert werden.

Außer den hier behandelten Störungen, welche die näher studierten sind, gibt es natürlich noch andere.

Der Ringverdoppelung und dem Aussetzen der Jahresringe werden besondere Abschnitte gewidmet, und diese werden daher nur nebenbei unter den verschiedenen Störungen berührt.

Die Behandlung hat nur Bezug auf die oberirdischen Teile der Bäume und zwar ausschließlich innerhalb der gemäßigten Zonen.

Betreffs der exzentrischen Ausbildung der Jahresringe erlaube ich mir nur auf die trefflichen Auseinandersetzungen Ursprung's (1905, 1906, 1912) zu verweisen.

1. Entblätterung, Entästung und Entknospung.

Während eine unbedeutende Verminderung des Laubwerkes dem Baume in keinerlei Weise zu schaden scheint, geht dieser bei einer umfangreicheren Entblätterung nicht selten zugrunde. Gewöhnlich erholt er sich doch, während die Wirkungen der Operation sich auf eine Reihe von Jahren hinaus in reduziertem Zuwachs zeigen. Der während des Operationsjahres ausgebildete Ring ist bald übernormal, bald normal, bald mehr oder minder reduziert. Zuweilen verdoppelt er sich, und in gewissen Fällen bleibt in diesem Jahre jegliches

¹⁾ Vgl. p. 366 ff.

Wachstum im unteren Teil des Stammes aus. Nach Schwarz (1899, p. 81) ist, was auch leicht einzusehen ist, die Entnadelung von Kiefern durch Kiefernspanner um so weniger von Bedeutung für den Zuwachs des Fraßjahrs, je später dieselbe vor sich geht. — Alle drei Störungen wirken in vollkommen gleicher Weise, obgleich die verursachten ungünstigen Einflüsse natürlich von ungleicher Stärke und Dauer sind.

Bei den in Rede stehenden ebenso wie bei allen anderen Eingriffen ist es in erster Linie im unteren Teil des Stammes, wo die Verminderung an Ringbreite sich bemerkbar macht, und bei einer lang, beispielsweise bis auf die obersten Quirle, ausgedehnten Entästung kann der Zuwachs vollends hier ausbleiben, während er beständig beibehält in den obersten Stammpartien. Gewöhnlich erleidet wohl der Zuwachs gleichwohl hier oben eine Reduktion, aber es sind Beispiele dafür vorhanden, daß derselbe zunimmt (Pressler 1872).

Die Umfassung des Eingriffes, der für eine Beeinflussung der Ausbildung der Jahresringe erforderlich ist, variiert in erster Linie mit der Größe der Zweig- und Blättermenge des betreffenden Baumes. R. Hartig (1898) beispielsweise gibt an, daß die Hälfte der Blattoberfläche von Kiefern, Eichen und Hainbuchen, die in Bestandeslücken wuchsen, entnommen werden konnte, ohne daß die Dickenzunahme im Folgejahre vermindert wurde. Im geschlossenen Bestande erwachsene Bäume haben dagegen keinen oder nur geringeren Überfluß an Blättern, und bei diesen äußert sich daher eine Verminderung um $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{3}$ der Blättermenge in einer Reduktion der Ringbreite am unteren Stamme, obgleich die Aktionsfähigkeit des erhalten gebliebenen Assimilationsapparats erheblich erhöht wird.

Eine von Th. Hartig (1856, p. 365; 1858, p. 337) im Frühjahr vor Beginn der Vegetation bis auf den Gipfeltrieb vorgenommene Entästung einiger Lärchen übte in diesem Jahre keinerlei Einfluß auf die Ausbildung des Ringes aus, sofern nicht die Breite desselben etwas vermehrt wurde. „Erst im zweiten Jahre nach der Entästung zeigt sich der Einfluß des Blattmangels in einem mikroskopisch kleinen, aber trotzdem durchaus normal gebildeten, mit der gewöhnlichen Breitfaserschicht endenden Holzringe. Von da ab wächst die Breite der folgenden Jahresringe im Verhältnis zu der steigenden Beastung und Belaubung, bis nach Verlauf von 5 (?) Jahren die Holzringe sich wieder gleich gestellt haben der Holzringbreite vor der Entästung.“

Derselbe Verfasser (1853, p. 576) entästete, um noch ein Beispiel anzuführen unter den zahlreichen, welche vorliegen, gegen Ende des Monats Mai eine Kiefer bis in den äußersten Gipfel. Im Jahre der Entästung ging die Ringbreite bei 1,3 m über dem Boden auf die

Hälfte der vorhergebildeten Jahresringe herunter, und das Jahr darauf auf ganz wenige Holzfasern. Nach einigen Jahren hob eine Zunahme der Ringbreite an, welche fortschritt wie im ersteren Falle. Nach 20 (?) Jahren war die normale Ringbreite wieder hergestellt.

Nach ihrem anatomischen Bau sind die reduzierten Jahresringe in erster Linie charakterisiert durch eine Reduktion der dickwandigen Elemente des Engholzes (Th. Hartig 1853, p. 577; Lutz 1895, p. 187; Jost 1891, p. 561; Schwarz 1899, p. 56; Cieslar 1900; Harper 1913, p. 629). Nach Cieslar war bei der Kiefer der anatomische Bau der kritischen Holzzone auch dadurch ausgezeichnet, daß der Übergang von den weitleumigen dünnwandigen Frühholztracheiden zu den englumigen dickwandigen in der Regel ein ganz unvermittelter war. Zuweilen kann doch, nach dem was Th. Hartig (1858, p. 337) bei der Lärche fand, der reduzierte Jahresring eine durchweg normale Ausbildung zeigen. (Doppelring und aussetzender Ring, siehe p. 326, 332.)

Die Verfasser meinen so gut wie einstimmig, daß die Verminderung der Dickenzunahme und die Reduktion der Dicke der Zellwände von Mangel an Nahrung herrührt. Im Jahre der Operation werden alle oder der größere Teil der gespeicherten Reservestoffe verbraucht, und wird wie erwähnt je nach den Umständen ein normaler oder mehr oder minder reduzierter oder in anderer Weise anormaler Ring ausgebildet. Nachdem alle Vorräte ausgenutzt sind, geht der Zuwachs auf ein Minimum herunter, von welchem er in demselben Maße steigt, wie die Blättermasse zunimmt. — Lutz (1895, p. 187) will doch die Ursache der Dünnwandigkeit der Elemente in einem gesteigerten Wassergehalt der Rinde und der Jungholzregion sehen. — Die Verletzungen dürften wohl auch nicht ohne Bedeutung sein.

Entblätterung kommt bekanntlich in der Natur oft zustande durch Insektenfraß u. dgl.

Nicht angeführte Literatur: R. Hartig 1871, p. 73; 1891, p. 252; 1892 a, p. 194. Th. Hartig 1862, p. 73 ff. Jost 1891, p. 505 ff., 592; 1893, p. 123 ff. Molisch 1908—09. Nördlinger 1864, p. 168. Späth 1912, p. 31 ff. Wieler 1897, p. 219, 225. Wilhelm 1883, p. 219.

2. Ringelung, Einsägung und Einschnürung.

Durch Abschneiden der Leitungsbahnen des Stammes in der Rinde oder in Rinde und Splint wird natürlich eine höchst bedeutende Störung der Lebensfunktionen des Baumes verursacht. In den Fällen, wo der Sägeschnitt bis in den trockenen Kern vorgedrungen ist,

d. h. wo alle Leitungsbahnen abgeschnitten sind, werden die Bäume in kurzer Zeit dürr. Wenn dahingegen nur eine geringe Zone des inneren Splintes nicht vom Sägeschnitt getroffen ist, oder wenn es sich um eine Rinderingelung oder Einschnürung handelt, können sie sich mehrere Jahre am Leben erhalten. Strasburger (1891, p. 515 ff.) führt mehrere Beispiele hiervon an. Schließlich gehen die Bäume doch zugrunde durch das Absterben der Stammteile an der Operationsstelle oder durch ein Funktionsaufhören der Wurzeln auf Grund der unterbrochenen Zufuhr von Nährstoffen (Strasburger 1891, p. 525). Die Wirkungen derartiger Operationen von Zweigen werden natürlich durch den Umfang der Ringelung bestimmt, beschränken sich aber wohl, wenn nur einzelne solche von derselben berührt werden, auf die betreffenden Zweige.

Wenn die Bäume fortfahren Holzelemente abzusetzen, kommt ein wesentlicher Unterschied zwischen der Ausbildung des Jahresringes oberhalb und unterhalb der operierten Stelle zustande, indem die Ringbreite eine Steigerung oberhalb, eine Reduktion unterhalb derselben erfährt. R. Hartig (1889) und Strasburger (1891, p. 527) untersuchten eine 18 Jahre nach der Ringelung gefällte, gegabelte Kiefer, deren einer Stamm 7,8 m über dem Boden (3,3 m über der Gabelungsstelle) ringsum 30 cm hoch von der Rinde entblößt war. Oberhalb der Operationsstelle wurden in den drei auf die Ringelung folgenden Jahren besonders starke Jahresringe gebildet. Der im Ringelungsjahre abgesetzte Ring unterschied sich von den übrigen dadurch, daß ihn eine Zone dicht einander genäherter Harzkanäle in zwei Teile sonderte. Nachdem die Jahresringe während des vierten und fünften Jahres auf die Hälfte der Breite während des dritten heruntergegangen waren, nahmen sie während des sechsten und siebenten Jahres wieder an Breite zu. Darauf war der jährliche Zuwachs unbedeutend. — Außer Wundholz in unmittelbarer Nähe der Ringwunde waren die Elemente des Holzkörpers normal ausgestattet.

Unter der Ringelungsstelle hatte nur ein minimales Dickenwachstum stattgefunden. In dem auf die Operation folgenden Jahre hatte das abgesetzte Holz zunächst unter dem Ringe noch annähernd normales Aussehen. Durchweg waren doch die Elemente dünnwandiger als gewöhnlich. Die folgenden Jahresringe waren sehr unvollkommen entwickelt und von sehr schmalen und kurzen Tracheiden gebildet. Die Grenzen ließen sich kaum unterscheiden, und alles Wachstum hatte seit Jahren aufgehört. Die Anzahl ausgebildeter Jahresringe war hier (während 17 Jahre) 11, während dieselbe auf der Seite, von welcher der geringelte Stamm ausging, etwas unterhalb des Gabelungspunktes auf 9 und bei der Stammbasis stellenweise auf 2 Ringe herabgesunken war. Unterhalb des unberührten

Gabelstammes wurden alle Jahresringe vorgefunden, und von dieser Seite ausgehend verminderte sich ihre Zahl, je mehr man sich der gegenüberliegenden näherte.

Interessanterweise fand Th. Hartig (1863b, p. 286) im Gegensatz zu anderen Forschern, daß geringelte Kiefernäste sich über der Ringwunde durchaus normal entwickelten. Unter der Ringwunde, zwischen dieser und dem Stamme, zwischen dem geringelten Zweig und dem am nächsten unter demselben befindlichen Aste hatte dagegen jede Holzbildung seit dem Jahre der Verwundung aufgehört, mit Ausschluß einer schmalen Schicht unfertiger Holzfasern aus dem Jahre der Ringelung.

Ein von Mer (1892b, p. 503) den 9. Juli rindengeringelter Ahorn bildete etwas oberhalb der Operationsstelle einen Doppelring aus. Die Ringelung war am unteren Teil eines Astes ausgeführt, wo der normale Jahresring bis auf die Verholzung der letzten Zellagen fertiggebildet war. — Ein Doppelring wurde gleichfalls bei von Rubner (1910, p. 256) am 1. und 15. Mai und am 1. Juni vollständig geringelten Individuen von *Populus balsamea* ausgebildet.

Fr. Müller (1888) gibt an, daß der Einfluß des Ringelschnittes in von ihm untersuchten Zweigen noch bis zur Entfernung von 14 cm von dem Wundrande nachzuweisen war.

Schließlich hat Mer (1892b, p. 502) eine interessante Angabe über die Zeit der Kambialtätigkeit unter der Operationsstelle bei zeitig im Frühjahr (?) geringelten Birken gebracht. Während des Frühlings und Sommers befand sich das Kambium hier in völliger Ruhe, und erst um Mitte August fingen Elemente ähnlich denjenigen in Weitholz an abgesetzt zu werden.

Die meisten Autoren schreiben die größere Dickenzunahme oberhalb der Ringelungsstelle einer erhöhten Nahrungszufuhr und das reduzierte Wachstum unterhalb derselben einem eintretenden Hungerzustand zu. Nach Strasburger (1891, p. 904) würde man sich als Ursache des Ausbleibens der Kambialtätigkeit unterhalb des Schnittes auch denken können, daß dieselbe dort nicht angeregt wird. Schließlich meint Jost (1893, p. 119 ff.), daß das Aufhören des Zellenabsetzens am ersten darauf beruht, daß die Kommunikation mit den Blättern abgeschnitten ist.

Nicht angeführte Literatur: R. Hartig 1883; 1891, p. 234; 1892b; 1901, p. 9. Th. Hartig 1858, p. 338 ff.; 1863a. Nördlinger 1864, p. 102. Trécul 1855. Ursprung 1907. Wieler 1897.

3. Unterdrückung.

Stark beschattete oder unterdrückte Bäume bleiben bekanntlich in ihrer Entwicklung weit zurück, und Längen- und Dickenwachstum sind höchst unbedeutend. Nicht selten tritt das Kambium während gewisser Jahre sogar vollständig außer Funktion im unteren Stammteile und vereinzelt im ganzen Stamm (O. G. Petersen 1904, p. 180 ff.).

Unterdrückte Nadelbäume entwickeln nur eine minimale Weitholzschicht (Strasburger 1891, p. 952), und aussetzende Jahresringe bestehen nicht selten so gut wie ausschließlich aus normal verdickten Engholzelementen (Rubner 1910). Bei sehr stark beschatteten Kiefern geht doch nach R. Hartig (1882a, p. 61) die feste Engholzzone fast ganz verloren.

Die Ursache des verkümmerten Daseins der unterdrückten Bäume ist natürlich in Mangel an Licht und Nahrung zu suchen.

Nicht angeführte Literatur: R. Hartig 1869; 1870, p. 512; 1871, p. 71; 1892, p. 176. Mer 1892a, p. 244. Nördlinger 1872, p. 10. Örtenblad 1881, p. 9. Schwarz 1899, p. 213.

4. Reichliche Samenproduktion.

Durch reichliche Produktion von Samen erleidet das Dickenwachstum, und zwar die Engholzbildung, eine Reduktion, welche, wie die Verfasser hervorgehoben haben, sicherlich darauf beruht, daß zu Gebote stehende Nährstoffe in erster Linie bei der Bildung der Früchte in Anspruch genommen werden, weshalb das Kambium schlecht ernährt wird. In dem reichen Samenjahre 1888 verhielt sich nach R. Hartig (1888c) der Zuwachs am Holz von 12 Buchen zum Zuwachs des Vorjahrs ungefähr wie 1:2. Schumacher (1890) gibt an, daß die Wachstumsverminderung sich gleichwohl auf das nachfolgende Jahr erstrecken und in diesem größeren Umfang erreichen kann als im Samenjahre selbst.

Nach Pieter's (1896) vergleichenden Untersuchungen von fruchttragenden und vegetativen Zweigen von Apfel-, Birn- und Pflsichbäumen scheint man doch von keiner schlechteren Ernährung der ersteren Zweige als der letzteren reden zu können. Die fruchttragenden Zweige von den Apfel- und Birnbäumen entwickelten zwar weniger Holz im Verhältnis zum Durchmesser als die vegetativen, aber beim ersteren Baum kam dies Verhältnis durch Zunahme der Rinde, beim letzteren durch Zunahme von Rinde und Mark zustande. Beim Pflsichbaum besaß der fruchttragende Zweig mehr Holz als

der vegetative; auch waren die Wände der Elemente in beiden gleich dick. Die Wirkung des Fruchtragens auf die Gewebe war bei dem Apfel- und dem Birnbaum durch den ganzen einjährigen Zweig wahrzunehmen, während sie beim Pflsichbaum auf ein kleines Stück in der unmittelbaren Nähe des Fruchstiels beschränkt war.

Nicht angeführte Literatur: Büsgen 1897. R. Hartig 1901, p. 16, 24. Jaccard 1913. Lovén 1891. Schacht 1860, p. 308. Schwarz 1899, p. 63.

5. Lichtstellung.

Bäume, welche bisher im dichten Walde standen und ganz freigestellt werden, zeigen eine beträchtliche Verbreiterung des Jahresringes im unteren Stamm mit dem Jahre der Lichtstellung. — Betreffs eventueller anatomischer Veränderungen des Jahresringes liegen keine Angaben vor. — Nachdem der Zuwachs vorher im oberen Teil des Stammes größer gewesen, konzentriert er sich nun auf die untersten Teile desselben, und die Steigerung kann selbst bis zur Verdoppelung der normalen Größe des Zuwachses hier führen. Im obersten Teil bleibt sich die Ringbreite dagegen gleich, oder sinkt unter die bisherige hinab.

Die Veränderung der Dickenzunahme des Stammes kann einen sehr verschiedenartigen Verlauf besitzen, je von der Beschaffenheit des Bodens und anderen Umständen abhängig. Nach Th. Hartig (1861, p. 105) erreicht der Zuwachs schon das erste Jahr nach erfolgter Freistellung sein Maximum, um nach 4 bis 5 Jahren auf die normale Größe heruntergegangen zu sein, während nach Nördlinger (1872, p. 7) sogar während mehrerer Jahrzehnte oft keine Abnahme der Ringbreite zu bemerken ist. Nach einer allmählichen Wachstumssteigerung während 5 Jahren oder etwas darüber erreichte der Ring bei von Mer (1889, p. 413) freigestellten Fichten eine maximale Breite, die im großen ganzen unverändert während eines ebenso langen Zeitraumes beiblieb. Hierauf begann ein Rückgang, und nach 12 bis 15 Jahren war der Jahresring wieder auf seine normale Breite heruntergegangen. Auf geringen Sandböden hört, sagt R. Hartig (1889, p. 367), die Wachstumssteigerung oft schon nach 2 bis 3 Jahren, auf guten humusreichen Böden erst nach 10 bis 15 Jahren wieder auf.

Als die Hauptursache der in Rede stehenden Steigerung des Dickenwachstums betonen die Forscher fast einstimmig eine vergrößerte Nährstoffzufuhr aus dem Boden, dessen Humus unter der direkten Einwirkung der Atmosphärien schnell zersetzt wird. Es ist vielleicht wahrscheinlich, daß auch die Assimilationstätigkeit eine Steigerung erfährt, aber es ist bemerkenswert, daß die Blätter-

menge, die ja den Verhältnissen im Bestande angepaßt ist, nicht zunimmt sondern zuweilen sogar etwas abnimmt. Nachdem die Nährstoffvorräte des Bodens, so urteilt man, erschöpft sind, und nachdem ein neuer Bestand aufgewachsen ist, und die Ernährungs- und Beschattungsverhältnisse vor der Freistellung wieder eingetreten sind, ist der Zuwachs auf die frühere Größe zurückgesunken.

Als einen beitragenden Faktor betont R. Hartig (1896) den Reiz, den der Wind auf den Baum ausübt, und Schwarz (1899, p. 215, 314) legt das ganze Gewicht auf die erhöhte mechanische Beanspruchung.

Daß eine lebhaftere Nährstoffzufuhr eine Steigerung des Zuwachses im allgemeinen zur Folge haben muß, ist leicht einzusehen, dagegen ist aber die Ursache der vorerwähnten Verteilung derselben schwerer zu erforschen. Unter reinem Ernährungsgesichtspunkt erscheint diese sogar überraschend, indem man im Gegenteil eine Steigerung des Zuwachses innerhalb der Krone, in den oberen Partien des Stammes, erwarten könnte. Der Wasserstrom mit den Nährsalzen steigt ja im großen ganzen unvermindert bis hierher, und hier sind auch die nötigen Assimilationsprodukte am leichtesten zugänglich. — Bei Eingriffen verschiedener Art hat sich indessen, wie erwähnt, herausgestellt, daß das Dickenwachstum im oberen Teil des Stammes wenig oder gar keinen Einfluß erfährt, daß dies aber dahingegen in so viel höherem Grade mit demselben der Fall ist in den unteren Partien. Eine befriedigende Erklärung hierfür dürfte nicht so leicht zu finden sein, selbst wenn beitragende Faktoren nicht ganz unbekannt sind. Als ein solcher dürfte im vorliegenden Fall die mechanische Inanspruchnahme anzusehen sein. Da indessen die Zeit des lebhaftesten Wachstums durch ihre Windstille gekennzeichnet ist, und da ferner die Bäume in einer Lichtung im Walde recht gut vor Winden geschützt sind, dürfte man derselben nicht allzu große Bedeutung beimessen können, und zwar um so weniger, als ähnliche Reizungen nicht direkt eine Steigerung der Ringbreite wohl aber des Prozentes dickwandigen Engholzes zu verursachen pflegen (vgl. p. 333). — Von Bedeutung dürfte ferner die Erwärmung des Kambiums durch die direkte Bestrahlung der Sonne sein. In einem dichten Bestand befinden sich natürlich die Stämme, und zwar vor allem die unteren Partien derselben, fast beständig im Schatten. Die Temperaturerhöhung, die sie nach der Lichtstellung durch die direkte Bestrahlung der Sonne erfahren, ist zweifelsohne recht bedeutend, ein Umstand der bei gutem Vorrat an Wasser und Nährstoffen eine Steigerung der Kambialtätigkeit herbeiführen muß. Endlich wird die Zeit der Kambialtätigkeit dank dem auf Grund der günstigeren Temperaturverhältnisse früheren Kambiumerwachen im unteren Teil des Stammes nicht unwesentlich verlängert. — Alles in

allem wird der Baum, und zwar vor allem der untere Teil des Stammes, durch die Lichtstellung gleichsam in ein günstigeres Klima und einen fruchtbareren Boden versetzt.

Nicht angeführte Literatur: Büsgen 1897. Endres 1888—95. R. Hartig 1888b, p. 53, 57; 1888e; 1892; 1901, p. 10. Nördlinger 1865, p. 54.

6. Ringverdoppelung.

Wenn, nachdem die Kambialtätigkeit einige Zeit vor sich gegangen ist, auf die normale Triebbildung aus einem oder dem anderen Grunde eine anormale solche folgt, treten Abweichungen der Holzstruktur ein, welche meistens den Charakter eines Doppelringes annehmen, d. h. es werden während derselben Vegetationsperiode zwei Ringe abgesetzt, welche jeder für sich mehr oder minder einem normalen Jahresring gleichen. Dagegen üben, wie Späth (1912) gezeigt hat, alle normalen nach der Belaubung im Frühjahr auswachsenden Triebe, zu welchen sylleptische Triebe und Johannistriebe gehören, keinerlei anderen Einfluß auf das Dickenwachstum aus als eine Steigerung desselben. Späth (1912, p. 31) gibt folgende Definition für anormale oder proleptische Triebe: „Echte proleptische Triebe sind solche, die sich ohne Rücksicht auf die Jahreszeit an einem belaubten, unversehrten Sproß unregelmäßig nach völliger Beendigung des Längenwachstums, also aus bereits geschlossenen (fast nur terminalen) Knospen nach einer ausgeprägten Ruheperiode entwickeln.“

Anormale Triebbildung kann teils ohne, teils nach vorausgegangener Beschädigung des Baumes zustande kommen. Triebbildung der ersteren Art findet besonders am Ausgang des Sommers statt. Sie wird durch günstige Ernährungs- und Klimaverhältnisse verursacht, besonders nach vorausgehender kühler Witterung. Das klassische Beispiel ist das von Unger (1847, p. 265) beschriebene Treiben im Monat Juli während des außerordentlich günstigen Sommers 1846. Ein Hagelsturm am 1. Juli war von großer Bedeutung. — Im Jahre 1910 war ein derartiges proleptisches Treiben im Spätsommer gewöhnlich sowohl in Deutschland (von Schwerin 1910) wie in Schweden.

Proleptische Triebe als Folge von Beschädigung oder Eingriff in die normale Entwicklung können in verschiedener Weise entstehen. Speziell kommen in Frage: volle oder partielle Entblätterung, Verletzung der Terminalknospen und Dekapitierung.

Die Entblätterung kann durch Raupenfraß zustande kommen, wovon verschiedene Verfasser (Nördlinger 1865, p. 73; Kny 1879, p. 2; Ratzeburg 1866, p. 172; 1868, p. 109 und 1871, p. 71) berichten, oder sie kann künstlich ausgeführt werden (Kny 1879;

Wilhelm 1883; Jost 1891, p. 607; O. G. Petersen 1896, p. 415 und 1904, p. 178; Kühns 1910). Sie kann ferner durch Spätfrost verursacht werden (Nördlinger 1860, p. 17 und 1865, p. 73; Ratzeburg 1871, p. 72; Tuzson 1902; O. G. Petersen 1904, p. 174). — Frost kann, auch wenn er keinen Blätterfall und kein proleptisches Treiben zur Folge hat, störend auf das Dickenwachstum einwirken, wie R. Hartig's (1895) Untersuchungen zeigen. Es handelte sich um frostbeschädigte Kiefern, Fichten, Lärchen und Cypressen, welche deutliche Frostringe ausbildeten, obgleich sie z. T. keinerlei äußere Beschädigungen erkennen ließen. — Jost (1891, p. 594) erwähnt ein Beispiel davon, daß Linden und Roßkastanien, die im August auf Grund von Dürre entblättert waren, sich im September von neuem belaubten. Ähnliche Beobachtungen sind von Lutz (1895, p. 43) und Späth (1912, p. 32) gemacht worden. Schließlich hat von Schrenk (1896) proleptisches Treiben nach Entblätterung und Beschädigung durch Sturm beobachtet.

Beispiele von proleptischer Triebbildung nach Verlust oder Beschädigung der Terminalknospe finden sich bei Späth (1912, p. 32) erwähnt. In einem Fall waren die scharfen Seewinde, in einem anderen herabfallende Vogelexkremente der Anlaß der Beschädigung.

Treiben nach Dekapitierung kann man verhältnismäßig selten in der Natur zu sehen bekommen, aber um so öfter bei Alleebäumen.

Interessanterweise haben Mer (1892b, p. 503) und Rubner (1910, p. 256) Ringverdoppelung als eine Folge von Ringelung beschrieben (siehe p. 322). Weder Mer noch Rubner erwähnen etwas darüber, ob dieselbe mit proleptischem Treiben verbunden war oder nicht.

Das Gesagte läßt einige Beschränkung zu, da proleptische Triebbildung ohne Einwirkung auf das Jahresringabsetzen stattfinden kann.

Damit ein Doppelring zustande kommen soll, ist es natürlich nötig, daß der im Vorsommer abgesetzte Holzring englumige Elemente besitzt, von welchen die im Zusammenhang mit dem neuen Blätterwerk gebildeten Weitholzelemente sich trennen können, oder daß er auf andere Art hervortritt. Einige Verfasser wie Strasburger (1891, p. 955) und Jost (1893, p. 114) meinen daher, daß die Zeit des proleptischen Treibens von entscheidender Bedeutung für die Bildung des Doppelringes ist. Engholzelemente müssen sich nach ihrer Meinung abgesetzt haben, bevor die neuen Triebe erscheinen. Dieser Gedankengang ist doch nur teilweise richtig, denn es ist nicht durchaus notwendig, daß die Engholzabsetzung zur Zeit des Eingriffes ihren Anfang genommen hat, denn englumige Elemente können in der Zeit zwischen dem Eingriff und dem neuen Treiben abgesetzt werden. Beispiele hierfür finden sich bei Kühns (1910,

p. 17). Der genannte Verfasser entblätterte eine Roßkastanie am 11. Juni, während das Kambium noch in der Bildung von Weitholzzellen begriffen war, und als dann derartige Zellen von neuem einen Monat später anfangen abgesetzt zu werden im Zusammenhang mit dem proleptischen Treiben, waren sie durch einige Lagen englumiger Elemente von den im Frühling abgesetzten getrennt befunden. Wird dahingegen der Baum im Frühling, bevor die Kambialtätigkeit begonnen hat, entblättert, so wird der Jahresring natürlich normal ausgebildet trotz einer proleptischen Triebbildung. Ein derartiger Fall ist beschrieben von Tuzson (1902). Es handelte sich um am 12. und 13. Mai frostbeschädigte Eichen, die gerade auszutreiben begonnen hatten.

Kny (1879, p. 8) gibt an, daß im letzten Drittel des Juni durch Raupenfraß entlaubte Rotbuchen, die darauf neue Triebe bildeten, keine Andeutung von Ringverdoppelung zeigten. Wie diese Angabe zu verstehen ist, ist schwer zu sagen. Indessen fand Tuzson (1902) Doppelring bei am 12. und 13. Mai frostbeschädigten Buchen und P. Magnus (1885, p. 76) teils zwei, teils drei Zonen bei solchen mit einem bzw. zwei proleptischen Treiben.

Die Einwirkung der proleptischen Triebbildung auf die Holzstruktur ist von verschiedenen Umständen abhängig, aber vielleicht in erster Linie vom Zeitpunkt des Eingriffes, der Art und dem Umfang desselben wie auch von den klimatischen Verhältnissen. Von Bedeutung ist ferner die spezielle Natur der Art und des Individuums. Äußerst handelt es sich einerseits um eine nahezu unmerkliche Abweichung in der Ausbildung des Jahresringes und andererseits um zwei Zonen, welche zuweilen nur durch Kenntnis von dem Alter des Individuums oder des Triebes als ein Doppelring dechiffriert werden können.

Wird der Baum im Frühling kurz nach Beginn der Vegetationsperiode von Frost heimgesucht, so bildet sich kein Doppelring im eigentlichen Sinne des Wortes. Die abgesetzten, weithumigen Elemente neben dem Kambium werden durch den Eismantel zusammengepreßt und vermögen sich nicht wieder normal zu gestalten, und außerhalb derselben setzen sich später bei dem erneuten Treiben neue Zellen ab. Erfolgt der Eingriff oder wird Anstoß zu proleptischer Triebbildung gegeben während des Sommers oder Hochsommers, wie es gewöhnlich der Fall ist, so wird der Übergang zwischen den beiden Ringen verhältnismäßig schmal und mehr oder minder vermittelt. So sagt O. G. Petersen (1896, p. 415; 1904, p. 178), daß die Grenze zwischen den beiden Weitholzzonen bei dekapitierten Apfelbäumen von einer normalen Jahresringgrenze sehr verschieden ist. Ihr fehlen Gefäße und in eigentlicher Meinung mechanische Elemente, und sie besteht aus einigen Lagen dünnwandiger, in radialer

Richtung abgeplatteter Zellen. Ähnliche Übergänge fand Kühns (1910, p. 53) nach totaler Entblätterung verschiedener Bäume.

Bei Verdoppelung durch Treiben im Spätsommer, wo der Ring des Jahres ganz oder nahezu fertiggebildet ist, wird dahingegen die Grenze anders. Sie wird dann der normalen Grenze zwischen zwei in verschiedenen Jahren abgesetzten Zuwachszonen mehr oder minder gleich. Die Ausbildung des zweiten Ringes ist natürlich davon abhängig, wie lange günstige Klimaverhältnisse fortauern, nachdem er angefangen hat abgesetzt zu werden. Nach von Schwerin (1910) unterschied sich der im Herbst 1910 gebildete Ring von dem im Vorsommer abgesetzten hauptsächlich dadurch, daß er schmaler war. Jedenfalls ist es, wie gesagt, häufig unmöglich zu entscheiden, ob es sich um einen Doppelring oder zwei in verschiedenen Jahren abgesetzte, normale Ringe handelt, da diese aus verschiedenen Ursachen nicht selten sehr schwach ausgebildet sind.

Die relative Deutlichkeit, mit welcher die Ringverdoppelung bei einem Individuum hervortritt, ist nach Kny (1879, p. 7) am größten im zweiten oder dritten Internodium und nimmt nach aufwärts und abwärts allmählich ab. In horizontalen Ästen ist sie größer an der Unter- als an der Oberseite, eine Angabe, die doch von den Beobachtungen Kühns' (1910, p. 53) widersprochen wird.

Nach Späth (1912, p. 78 ff.) nimmt die Deutlichkeit von der Austriebsstelle selbst aus nach abwärts ab.

Die Verbreitung der Ringverdoppelung ist von verschiedenen Faktoren abhängig, in erster Linie aber von dem Umfang des proleptischen Treibens, der seinerseits bestimmt ist durch die Zeit des Eingriffes, den Charakter und die Umfassung desselben. Von fundamentalen Wichtigkeit ist ferner der spezielle Charakter der Art, während auch die individuellen Eigenschaften nicht ohne Bedeutung sind.

Die verschiedenen Teile desselben Baumes verhalten sich insofern verschieden, als die Verdoppelung bei den oberen kräftigen Hauptzweigen weiter nach unten reicht als bei schwächeren oberen und unteren Seitenzweigen (Kny 1879, p. 8; Kühns 1910, p. 14).

Kny (1879, p. 5) untersuchte einige durch Raupenfraß Ende Juni entblätterte Bäume, welche Anfang Juli neue Triebe erscheinen ließen. Bei *Tilia* ließ sich die Ringverdoppelung im allgemeinen bis zum drittjüngsten Internodium verfolgen, in der oberen Partie der Bäume zuweilen weiter. Bei *Sorbus* wurde eine scharfe Grenze im Frühjahrstrieb beobachtet, aber im übrigen war der Jahresring normal ausgebildet. von Schrenk (1896) berichtet, daß Ahorn und Maulbeerbäume, die bei einem Sturm Ende Mai fast alle ihre Blätter und viele auch ihre Hauptzweige verloren, nach einer Ruhezeit im Juni allmählich die für das folgende Jahr angelegten Reserveknospen

entfalteten. Bei beiden wurde eine Ringverdoppelung beobachtet, und bei den Maulbeerbäumen erstreckte sich diese mehrere Jahre zurück, aber in den dickeren Zweigen und im Stammholz fehlte sie bei beiden.

O. G. Petersen (1896, p. 426) ist der Meinung, daß die Ringverdoppelung sich kaum weiter als bis zum Jahrestrieb oder dessen nächsten Generationen erstreckt.

Die ausführlichsten Angaben betreffs der Ausdehnung der Ringverdoppelung innerhalb des Baumes finden sich bei Kühns (1910). Betreffs näherer Aufklärungen erlaube ich mir doch nur auf die Arbeit selbst zu verweisen.

Die vorstehend erwähnten Angaben sind alle auf Triebbildung nach Beschädigung des Laubwerks zurückzuführen. Interessant sind daher einige solche von Späth (1912, p. 78 ff.), die sich auf Treiben, verursacht durch günstige Temperatur- und Ernährungsverhältnisse beziehen. Späth untersuchte Zweige von *Caragana*, *Laburnum* und *Tilia* und fand, daß der Doppelring sich sowohl bei verschiedenen Individuen sowie bei verschiedenen Zweigen verschieden weit erstreckte, daß er aber im allgemeinen 15 bis 25 cm unterhalb der Austreibstelle auskeilte.

Zuweilen kommen während eines Sommers zwei proleptische Treiben zur Ausbildung, demzufolge der Holzmantel des Jahres aus drei mehr oder minder anormalen Jahresringen zusammengesetzt wird. Dies wurde von P. Magnus (1885) im Jahre 1884 vor allem bei Eiche und Buche beobachtet. — Im Sommer 1893 trafen nach Lutz (1895, p. 43) drei Regenperioden ein, nämlich 17.—31. 5., 21.—28. 6. und 24.—31. 7. Vor, zwischen und nach diesen waren Perioden von Trockenheit. Es stellte sich heraus, daß die Holzabsetzung der Kiefer in diesem Jahre aus drei Ringen bestand. — Schließlich beobachtete O. G. Petersen (1896, p. 418), um ein weiteres Beispiel zu nennen, die in Rede stehende anormale Ausbildung des Xylemmantels bei *Pyrus communis* nach Dekapitierung der Sommertriebe.

Die Ringverdoppelung ist eine recht gewöhnliche Erscheinung, da sie, wie bemerkt, durch eine Menge verschiedener Umstände hervorgerufen werden kann. Sie dürfte meistens äußerst lokal sein und sich vielleicht auf einen einzigen Zweig erstrecken, da es ja recht gewöhnlich ist, daß einzelne solche dem Abbrechen o. dgl. ausgesetzt werden. Eine größere Verbreitung erhält sie natürlich nur zufälligerweise. Nach Penhallow (1907, p. 25) können doch Ringverdoppelung verursachende Störungen etwas gewöhnliches und regelmäßig wiederkehrendes werden.

Es sind verschiedene Versuche gemacht worden die Ringverdoppelung zu erklären. Während einige Forscher das Hauptgewicht auf die Ausbildung der anormalen, engholzähnlichen Zone legen,

halten andere sich an die äußere Weitholzzone; die einen denken zunächst an eine Verdoppelung nach, die andern an eine solche ohne vorhergehende Beschädigung bzw. eine Doppelringbildung nach einer Beschädigung, welche eingetroffen ist, nachdem das Engholzabsetzen seinen Anfang genommen hat.

Kny (1879), Kühns (1910, p. 53) und Klebs (1914, p. 89) sind geneigt, die Bildung der dünnwandigen Zone, welche die beiden Weitholzzonen trennt, einer mangelhaften Ernährung zuzuschreiben. Dagegen nimmt Strasburger (1891, p. 955) an, daß nachdem durch entsprechende Wasserzufuhr eine neue Triebbildung angeregt wird, sofort auch wieder das Bedürfnis nach Ausbildung neuer direkter Bahnen sich einstellt.

Die Ansicht von einer mangelhaften Ernährung scheint mir keine befriedigende Erklärung der Schwächezone zu gewähren.

Gegenüber der Ansicht Klebs' von einem Mangel an Wasser in der Kambiumzone nach der Entblätterung möchte ich geltend machen, daß es wohl a priori wahrscheinlicher ist, daß der Wassergehalt des Kambiums sich im Gegenteil steigert auf Grund der plötzlichen Verminderung der Transpirationsoberfläche, was Lutz (1895, p. 38) auch guten Grund zu haben meinte bei entnadelten Kiefern anzunehmen.

Von größerer Bedeutung scheint mir die enorme Störung zu sein, die durch eine Entblätterung in allen Lebensfunktionen des Baumes eintreten muß. Die in Rede stehende Zone dürfte demnach während eines krankhaften oder Schwächezustandes abgesetzt werden.

Als Erklärung dafür, daß die Abweichung der Holzstruktur des Jahresringes sich nicht über den ganzen Baum erstreckt, sondern beispielsweise in den jüngeren Zweigen ebenso wie im Stamm, aber nicht in den dickeren Zweigen und den Ästen bemerkbar ist (Kühns 1910, p. 11), muß man sich wohl eine ungleiche Störung oder ungleiche Widerstandsfähigkeit des Kambiums oder beides denken.

Ebensowenig ist wohl die Bildung der Weitholzzone durch Strasburger's Annahme erklärt. Hier ist nicht der Ort auf irgendwelche Erörterungen einzugehen (vgl. p. 355 ff.), sondern sei nur hervorgehoben, daß sie mit einem Treiben nach einem Zustand von vollständiger oder relativer Ruhe oder schwacher Teilungsintensität des Kambiums zusammenhängt.

Ein Trieb scheint demnach eine Ringverdoppelung zu verursachen, wenn er sich nach dem erwähnten Zustand des Kambiums entwickelt, und dieses zuletzt englumige Elemente abgesetzt hat, sei es nun, daß diese aus normalem Engholz oder einer durch eine Störung verursachten Schwächezone bestehen.

Nicht angeführte Literatur: de Bary 1877, p. 529. Büsgen 1897, p. 93. Conwentz 1890, p. 140. Douglass 1914. Göppert

& Menge 1883, p. 10. Harper 1913. R. Hartig 1889, p. 367. Huntington 1914. Jost 1893, p. 114. Lakari 1915, p. 115ff. Nördlinger 1864, p. 170; 1872, p. 11. Strasburger 1891, p. 25. Ursprung 1900, p. 78. Wieler 1887.

7. Das Aussetzen des Jahresringes.

Ebenso wie die Anzahl der Jahresringe größer als das Alter des Baumes nach Jahren sein kann, kann sie auch innerhalb gewisser Teile desselben kleiner sein. Zumeist trifft vielleicht ein Aussetzen der Jahresringe bei stark unterdrückten, langsam wachsenden Individuen während ungünstiger Jahre ein, aber nicht selten gleichwohl nach kräftigeren Eingriffen in die Integrität des Baumes oder unter gewissen anderen Umständen. Beispiele von Aussetzen unter dem ersteren Verhältnis finden sich bei R. Hartig (1869; 1870, p. 512; 1871, p. 71; 1892, p. 176), Nördlinger (1872, p. 10), Schwarz (1899, p. 213), O. G. Petersen (1904), Rubner (1910) u. a. m.

Die Störungen, welche die erwähnte Abweichung des Dickenwachstums zur Folge haben können, können mancherlei Art sein, wie Entblätterung und Entästung (R. Hartig 1871, p. 71; Nördlinger 1872, p. 9; Schwarz 1899, p. 213, 230; Rubner 1910; Harper 1913, p. 629), Ringelung (R. Hartig 1889; Strasburger 1891, p. 530), Einschnürung (Rubner 1910), ungünstige Witterungsverhältnisse (Schwarz 1899, p. 212), Umpflanzung (Wieler 1892), Mangel an Licht (Jost 1893, p. 106) u. a. m. Äußerst ist wohl das Auskeilen in der Mehrzahl angegebener Fälle auf einen Mangel an Nahrung zurückzuführen, und es ist demnach klar, daß ungünstige Bodenbeschaffenheit u. dgl. ein solches zur Folge haben kann. Rubner (1910) schließlich hat es bei extremer Welligkeit beobachtet, und bei starker Exzentrizität ist es ganz gewöhnlich.

In den meisten Fällen ist das Aussetzen auf den unteren Teil des Stammes beschränkt. Die Anzahl der Elemente im Jahresring nimmt allmählich nach abwärts ab, und schließlich schmilzt dieser ganz mit dem angrenzenden Ring zusammen oder keilt getrennt von demselben aus. Bei der Kiefer unterbleibt doch nach Schwarz (1899, p. 212, 213, 230) das Xylemabsetzen in erster Linie in mittlerer Höhe, während die Stammbasis in die Dicke wächst. Erst bei stärkerem Eingriff unterbleibt das Wachstum auch hier.

Um zu konstatieren, daß keinerlei Dickenwachstum während einer Vegetationsperiode stattfindet, wäre natürlich nicht nur eine detaillierte anatomische Untersuchung sondern auch eine sichere Kenntnis vom Alter des Baumes nötig. O. G. Petersen (1904,

p. 180, 185) unterscheidet zwischen unterzähligen und unvollständigen Jahresringen und führt mehrere Beispiele von der ersteren Art an, aber ob die Untersuchungen, die seinen Angaben zugrunde liegen, völlig detailliert sind, ist mir nicht bekannt. Daß jegliches Wachstum unterbleibt, ist doch wohl kaum denkbar, ohne daß der Baum zugrunde geht, denn entwickelt er neue Triebe bei Beginn der Vegetationsperiode, so muß wenigstens etwas, wenn auch vielleicht nur geringes Dickenwachstum zustande kommen. Daß dieses sehr begrenzt sein kann, zeigt folgendes Beispiel. Jost (1893, p. 106) ließ eine Roßkastanie im Dunkeln wachsen, und diese entwickelte überaus lange Triebe. Das Dickenwachstum blieb doch zurück, und im Hauptstamm fehlte jede neue Holzbildung. Dieselbe war ausschließlich auf Stellen direkt unterhalb der neuen Triebe beschränkt.

Was die Anatomie der auskeilenden Jahresringe anbelangt, so sind die Angaben besonders spärlich. Soll eine Zusammenschmelzung zustande kommen können, so ist doch natürlich eine anatomische Modifizierung der Jahresringe nötig, und nach Rubner (1910) bestehen sie, wo dies der Fall ist, oder wo sie auskeilen, aus normal verdickten Engholzelementen.

Unter vorgenannten Bedingungen scheint das Aussetzen der Jahresringe recht gewöhnlich zu sein. O. G. Petersen (1904, p. 180) gibt beispielsweise an, daß einige stark unterdrückte 13jährige Eichen 8 und ein 6jähriger Zwergast der Buche 3 Jahresringe besaßen. Und R. Hartig (1891, p. 273) sagt, daß ein Kambiummantel sich Jahrzehnte, ja mehrere Jahrzehnte am Leben erhalten kann, ohne Wachstum zu zeigen, um bei später wieder eintretender Nahrungszufuhr von neuem anzufangen einen Holzring abzusetzen.

Nicht angeführte Literatur: Douglass 1914. Flury 1907. Helms 1902. Huntington 1914. Lakari 1915, p. 91 ff. O. G. Petersen 1899, p. 197 ff.

8. Rotholz.

Die bei Nadelbäumen vorkommende sehr gewöhnliche abnorme Entwicklung dickwandiger Elemente, die Rotholz oder Druckholz genannt wird, kann zu jeder Zeit des Dickenwachstums zustande kommen, obwohl dies in der Regel zu Anfang desselben nicht der Fall ist.

Meistens erfolgt das Rotholzabsetzen, das stets exzentrisch ist, an der Unterseite der Äste, und die Verfasser meinen einstimmig, daß es in der großen Mehrzahl Fälle durch einseitige Belastung verursacht wird. Nach einigen Forschern kommen hierzu noch heliotropische Einflüsse.

Auf Grund seiner Härte ist das Rotholz besonders druckfest, während es nur ungefähr halb so große Zugfestigkeit wie das Weißholz der Oberseite besitzt (Sonntag 1903).

Zuweilen tritt Rotholz an der Oberseite der Zweige auf, und in diesen Fällen müssen die Ursachen der Bildung desselben andere sein als die oben angegebenen. Jaccard (1912, p. 677) meint, daß sie in ungünstigen Ernährungsbedingungen zu suchen sind.

Nicht angeführte Literatur: Ewert & Mason-Jones 1906. R. Hartig 1896 a. Schwarz 1899. p. 237, 239. White 1907.

Kapitel 6.

Die Zeit und der Verlauf der Kambialtätigkeit.

Untersuchungen betreffend den zeitlichen Verlauf des Dickenwachstums und damit zusammenhängende Fragen sind so gut wie ausschließlich in Mitteleuropa vorgenommen worden und zwar vorzugsweise in Deutschland und Frankreich. In den letzten Jahren haben die Amerikaner einige Beiträge geliefert. Von südlicheren Breiten liegen nur zerstreute Angaben vor von Reiche (1897), der der Sache einige Aufmerksamkeit im subtropischen Chile geschenkt hat, und von Perrot & Gérard (1907) wie auch von Simon (1914), welche dies in den Tropen, resp. im Sudan und auf Java getan haben (vgl. p. 348).

1. Untersuchungsmethoden.

Wenn unsere Kenntnis in diesbezüglichen Fragen trotz der umfassenden Untersuchungen, welche gemacht worden sind, recht unvollständig ist, so beruht dies in erster Linie auf der Unvollkommenheit der Untersuchungsmethoden.

Th. Hartig verfuhr in der Weise, daß er mit gewissen Intervallen Bäume fällte, die unter gleichen Verhältnissen wuchsen und von gleichem Alter und Aussehen waren. In ähnlicher Weise verfuhr Amilon. Reiche, Simon und Verfasser haben Zweige untersucht. Die Fehlerquellen, die in individuellen Verschiedenheiten liegen, sind doch, wie verschiedene Forscher betont haben, recht bedeutend.

R. Hartig, Mischke, Wieler, B. Walter und Brown nahmen zu verschiedenen Zeiten Bohrspäne von einem und demselben Baum. Die Bohrungen wurden in ungefähr derselben Höhe des Stammes und gewöhnlich in Abständen von 1 dm oder etwas mehr

ausgeführt. Durch die zum Schluß zahlreichen Wunden dürfte doch die Holzbildung recht wesentlich beeinflusst werden, und R. Hartig (1882, p. 120) hat selbst betont, daß das Wachstum in der Nähe der Bohrlöcher über das normale gesteigert wird. Für den Fall eines exzentrischen Dickenwachstums können ferner die Resultate recht mißweisend werden.

Andere Verfasser, van Hall, von Mohl, R. Schröder, Jost und Bogue, maßen mit gewissen Intervallen den Umkreis an einer bestimmten Stelle des Stammes. Aber auch diese Methode entspricht nicht allen Anforderungen. Kaiser (1879), Kraus (1880) und Friedrich (1897) haben gezeigt, daß der Umfang des Stammes während der ganzen Vegetationsperiode täglichen Variationen unterworfen ist, und ferner ist dieser natürlich je nach der Temperatur verschieden. Anzunehmen ist wohl auch, daß er nach der Feuchtigkeit der Luft variiert. Weitere Fehlerquellen liegen in der Borken- und der Bastbildung. Aber selbst wenn man trotzdem durch die betreffende Methode eine recht gute Vorstellung von der relativen Wachstumsgeschwindigkeit während der verschiedenen Teile der Vegetationsperiode erhält, kann man mit derselben nicht den Zeitpunkt feststellen, wo das Kambium anfängt Holzelemente abzusetzen, oder, wo es hiermit aufhört. Zeitig im Frühjahr, bevor noch eine Neubildung von Elementen ihren Anfang genommen, findet nämlich eine Schwellung des Kambiumringes statt, und im Spätsommer dauert, wie wir namentlich durch Strasburger (1891, p. 66, 957) wissen, das Absetzen von Bastzellen fort, nachdem das von Holzelementen aufgehört hat.

R. und D. Christison sowie Jost (an jungen Zweigen) nahmen Messungen des Durchmessers anstatt des Umfanges vor. Die Mängel, die dieser Untersuchungsmethode anhaften, sind dieselben, mit welchen die vorhergehende behaftet ist, wozu noch kommt, daß ein eventuell exzentrisches Dickenwachstum zu noch mehr mißweisenden Resultaten führen kann.

Reuss und Buckhout nahmen Messungen vor, geben aber nicht an, wie.

J. Schröder, N. J. C. Müller, Russow, Mer, Hastings und Penhallow geben nicht an, wie sie bei ihren Untersuchungen verfahren sind.

Es sind ja mancherlei Verfahren, durch welche man versucht hat dem Verlauf des Dickenwachstums auf den Grund zu kommen, aber, wie erwähnt, ist jede Methode mit ihren Mängeln behaftet, und alle Angaben sind demnach nicht zuverlässig.

2. Das Kambiumerwachen.

Der Beginn der Wachstumstätigkeit des Kambiums ist einerseits von den Verhältnissen bei dem Baume selbst und andererseits von den äußeren Umständen abhängig. Für das Absetzen neuer Elemente im Frühjahr müssen eine innere Disposition und geeignete Baustoffe vorhanden sein, und muß die Temperaturhöhe der Kambialregion einen gewissen Wert erreicht haben. Der eigentliche Zeitpunkt des Kambiumerwachens wird wesentlich durch den letztgenannten Faktor bestimmt. Dieser wiederum hängt einerseits von der Temperatur des durch die Wurzeln aufgenommenen Wassers, andererseits von der Temperatur der Luft und endlich von der direkten Insolation des betreffenden Baumteiles ab. Hiermit hängen andere Umstände zusammen, wie die Dichtigkeit des Bestandes, die Beschaffenheit des Bodens, die Dicke und die Farbe der Rinde usw. Die Bedeutung der Dichtigkeit des Bestandes ist leicht einzusehen. Für die Erwärmung des Bodens spielt es eine große Rolle, ob er nackt oder von einer dichten Humusdecke bekleidet ist. R. Hartig gibt an, daß bei dickborkigen Bäumen, wie *Pinus*, das Kambiumerwachen viel früher im oberen als im unteren Stammteil erfolgt. Mehrere andere Verfasser äußern sich mehr allgemein darüber, daß die Xylembildung bei dünnborkigen Bäumen früher beginnt als bei dickborkigen. Unter anderen haben besonders Whitten (1897) und Knudson (1913, p. 292) die Bedeutung der Farbe der Rinde hervorgehoben, da ja eine dunkle solche mehr Wärme absorbiert als eine helle. Verschiedene Forscher geben an, daß das Kambiumerwachen an der Südseite der Bäume oder der Seite, die am meisten dem Einfluß der Sonne ausgesetzt ist, früher beginnt als an den übrigen. Im Gegensatz hierzu meint Mer (1892, p. 101), daß die Insolation nur eine untergeordnete Rolle spielt.

Das Kambiumerwachen beginnt früher, gleichzeitig oder später als das Ausschlagen des Laubes, mit anderen Worten Ende April und im Laufe des Mai oder Anfang Juni in Norddeutschland wie auch in Süd- und Mittelschweden. Im allgemeinen ist der Zeitunterschied zwischen den beiden genannten Prozessen unbedeutend, aber es gibt Beispiele dafür, daß er einen ganzen Monat betragen kann.

Die ältesten und vielleicht gleichzeitig die ausführlichsten Angaben stammen von Th. Hartig (1857, p. 285, 290). Die Untersuchungen wurden an 30jährigen Individuen vorgenommen. Bei der Kiefer war am 5. Mai noch keine äußere Veränderung der Knospen erkennbar, obgleich das Kambium eine Anzahl Zellenringe in allen oberirdischen Teilen des Baumes abgesetzt hatte (3 an der Basis

des vorjährigen Triebes und 15 an der Stammbasis). Am 24. Mai hatten sich an einem in jeder Hinsicht gleichartigen Baum die Endknospen zu einer gegen die ursprüngliche doppelten Länge entwickelt; die jungen Knospennadeln waren aber noch nicht hervorgetreten. An der Basis des vorjährigen Triebes waren 25 und an der Basis des Stammes 18 Ringe Tracheiden abgesetzt. — Bei der Eiche waren am 5. Mai die Knospen stark angeschwollen und im Aufbrechen, und hatte das Kambium bereits 15 Zellenlagen in allen oberirdischen Teilen abgesetzt. Am 24. Mai waren an einem ähnlichen Exemplar die neuen Triebe zu einer Länge von 1 bis 2 Zoll herangewachsen, und die Anzahl der abgesetzten Zellenringe in Ästen und Stamm betrug 15 bis 20. — Ein Ahorn zeigte am 5. Mai eine lebhaftes Kambialtätigkeit in den vorjährigen Trieben. Die Knospen waren bereits aufgebrochen, aber noch nicht zur Blattentfaltung gekommen. Vierzehn Tage später hatte sich das Absetzen neuer Holzelemente auf die zweijährigen Triebe ausgebreitet, und die Triebe hatten nun eine Länge von 4 bis 6 Zoll. — Am 5. Mai war keine äußere oder innere Veränderung in berührten Hinsichten bei der Lärche erkennbar. Am 24. Mai war die Terminalknospe noch im Zustande der Winterruhe, die Lateralknospen dahingegen hatten sich schon zu 1 Zoll langen Nadelbüscheln entwickelt. Das Dickenwachstum hatte sich auf die Mitte des Stammes verbreitet. Es war am weitesten gekommen in den zweijährigen Trieben.

Im übrigen sind zahlreiche Angaben darüber vorhanden, daß das Absetzen der ersten Holzelemente der Belaubung vorausgeht: Russow 1882, p. 383; R. Hartig 1889, p. 409; 1891, p. 262 und 1894; Strasburger 1891, p. 496; Reiche 1897, p. 87; Hastings 1900; Brown 1915, daß die erwähnten Vorgänge gleichzeitig sind: Russow 1882, p. 383; R. Hartig 1888 b, p. 51; Gulbe 1888 a; Reuss 1893; Buckhout 1907 (vgl. Knudson 1913, p. 291); Simon 1914, p. 163, daß die Xylembildung später beginnt als das Ausschlagen des Laubes: J. Schröder 1871, p. 139, 142; R. Schröder 1879; Russow 1882, p. 383; Gulbe 1888 a; Strasburger 1891, p. 496; Reiche 1897; Hastings 1900; Simon 1906, p. 18; Knudson 1913.

Schließlich haben D. Christison (1893) und B. Walter (1898) das Zeitverhältnis zwischen dem Treiben und dem Kambiumerwachen im Stamm untersucht.

Nach meinen eigenen Untersuchungen beginnt in jungen Zweigen in der Regel das Absetzen von Holzzellen erst nachdem die neuen Blätter mehr oder weniger entwickelt sind. Als der Frühling im Jahre 1913 frühzeitig eintraf, wurde bei *Pinus*, *Picea* und *Juniperus* ein Schwellen der Kambiumzone bereits den 27. April bemerkt, während der erste Ring von neuen Elementen am 5. Mai, wo auch das Treiben begonnen hatte, ausgebildet war. Von den Laubbäumen

erwiesen sich *Prunus padus*, *Sorbus aucuparia* und *Ulmus* gleichzeitig mit den genannten Nadelbäumen. Bei allen dreien erfolgte das Treiben und das Anlegen des ersten Gefäßringes gleichzeitig. Ein am 11. Mai untersuchter 6jähriger Zweig von *Fraxinus* besaß ein großes Gefäß hier und da im Kambiumring, und der betreffende Baum hatte gerade angefangen zu blühen. Die Blätter entwickeln sich ja erst bedeutend später. Bei *Betula*, *Alnus*, *Corylus*, *Salix caprea*, *Populus tremula* und *Tilia* erfolgte das Kambiumerwachen im großen ganzen in der genannten Reihenfolge und zwar in der letzten Hälfte des Mai oder der ersten Woche des Juni. Die Blätter waren um diese Zeit zur Hälfte ausgewachsen oder mehr.

Als eine Illustration zur Umfassung der individuellen Verschiedenheiten sei erwähnt, daß während bereits am 27. April ein Ring Gefäße in 1- und 2jährigen Zweigen einer untersuchten *Prunus padus* angelegt war, war am 19. Mai keine Kambiumtätigkeit in einem 4jährigen solchen von einem anderen Individuum zu verspüren. Im ersteren Falle maßen die Blätter 4 cm in der Länge; im letzteren waren sie völlig ausgewachsen, und stand der Baum in voller Blüte.

Hinsichtlich des Zeitunterschiedes zwischen dem Kambiumerwachen bei gleichaltrigen und unter völlig gleichen Bedingungen wachsenden Bäumen liegen keine detaillierteren Angaben vor. Obwohl dieser Unterschied zuweilen ansehnlich genug werden kann, scheint er doch in der Regel recht unbedeutend zu sein und einige Tage bis eine Woche oder etwas mehr zu betragen.

Dem Kambiumerwachen und dem Alter des Baumes ist schließlich einige Aufmerksamkeit geschenkt worden. Die Verschiedenheiten, die bei verschiedenen alten Individuen konstatiert worden sind, können doch natürlich von rein individueller Beschaffenheit sein. Nach R. Hartig (1888 b, p. 50) war eine 100jährige Buche früher als 50- und 150jährige. Bei einer 10jährigen freistehenden Kiefer begann nach demselben Verfasser (1882; 1885, p. 35) die Kambialtätigkeit am 20. April, während sie bei 35- bis 60jährigen Bäumen im oberen Teil des Baumes zu Anfang Mai und im unteren nach dem 9. desselben Monats anfang. — D. Christison (1893, p. 333) glaubt durch Messungen gefunden zu haben, daß ältere Bäume in besagter Hinsicht früher sind als jüngere. — Nach Dumahel gibt Nördlinger (1864) an, daß alte Birnbäume in der Regel vor jungen ausschlagen.

Es ist untunlich, ein generelles Gesetz für die Verbreitung des Kambiumerwachens aufzustellen, da die Angaben, welche vorliegen, stark divergieren und sich häufig sogar widersprechen. Wenngleich ein Teil derselben mit einer gewissen Reservation aufzufassen sein dürfte, ist doch klar, nicht nur, daß verschiedene Arten sich oft ganz

verschieden verhalten, sondern gleichwohl, daß eine große individuelle Verschiedenheit bei einer und derselben Art vorhanden ist. Nebst der Ausbildung der Krone, den Standortverhältnissen u. dgl. m. (vgl. p. 372) ist die Zeitrelation zwischen dem Beginn des Xylemabsetzens und der Belaubung hierbei von mitbestimmender Bedeutung.

Gewöhnlich dürfte doch die Kambiumtätigkeit in den jüngsten Zweigen anfangen und sich nach abwärts verbreiten. Ein derartiges Verhältnis fanden Th. Hartig (1857, p. 285, 290) bei den vorerwähnten Lärchen und Ahorn, Mer (1892a; 1892, p. 101) bei jungen Bäumen (bei freistehenden erfolgte doch das Kambiumerwachen in den erweiterten Zweigbasen ungefähr gleichzeitig mit dem in den jüngsten Zweigen) und Amilon (1910) bei der Kiefer; und nach R. Hartig (1885, p. 36, 103; 1888b, p. 51; 1891, p. 262), Gulbe (1888, 1888a), Strasburger (1891, p. 497), Jost (1893, p. 108) und Hastings (1900) ist dies Regel.

Der Zeitunterschied zwischen dem Erwachen in den Zweigen und an der Stammbasis ist bald recht wesentlich, bald ganz unbedeutend. So betrug er nach Th. Hartig (1857) ca. 3 Wochen und bei in Beständen wachsenden Fichten nach R. Hartig (1892, p. 176) in der Regel 4 Wochen. Eine nahezu simultane Verbreitung des Kambiumerwachens über den ganzen Baum fanden Th. Hartig bei der Eiche, N. J. C. Müller (1875, p. 186) bei der Eiche, R. Hartig bei der Buche, Mer häufig und Hastings.

Häufig zeigt doch das Kambiumerwachen einen anderen Verlauf. So fand Th. Hartig (1857, p. 290) bei der Kiefer, daß es an der Stammbasis anfangt. N. J. C. Müller (1875, p. 186) beobachtete es bei der Fichte zuerst im Stamm, dann in den Zweigen und am spätesten in den Ästen erster Ordnung, und Russow (1882, p. 385) machte dieselbe Beobachtung bei Kiefer, Fichte, Eiche, Esche u. a. m.

Bei älteren freistehenden Bäumen und solchen, die in derartig lichten Beständen wachsen, daß die Dickenzunahme am größten im unteren Teil des Stammes ist, werden nach Mer (1892a; 1892, p. 101) die ersten Holzelemente an der Basis von Stamm und Ästen im großen ganzen gleichzeitig mit an der Spitze der oberen Äste abgesetzt. Erst danach breitet sich die Kambialtätigkeit auf die niedrigeren Äste in der Krone aus. Später nimmt sie ihren Anfang in den mittleren Partien des Stammes und der einzelnen Zweige.

Browns Untersuchungen von *Pinus rigida* (1912) und *P. Strobus* (1915) ließen schließen, daß das Kambiumerwachen in dem Stamm wie den Zweigen am frühesten etwas unterhalb des Gipfel- bzw. Endtriebes eintraf und in beiden Richtungen fortschritt, und daß der Stamm in berührter Hinsicht etwas früher war als die Äste.

Bei einer jungen *Larix Laricina* begann nach Knudson (1913) das Dickenwachstum an der Mitte des Stammes. Erst viel später

wurde es in den entsprechenden Ästen verspürt, in welchen das Kambiumerwachen von der Spitze auf die Basis zu fortschritt.

Zuweilen hängt das Absetzen der ersten Elemente nicht rings um den Stamm zusammen, sondern erfolgt an getrennten Punkten (Hastings 1900).

In der Wurzel beginnt nach der Mehrzahl Verfasser, die sich mit der in Rede stehenden Frage beschäftigt haben, von Mohl (1862, p. 318), Gulbe (1888, 1888a), Mer (1892a; 1892, p. 102), O. G. Petersen (1898), das Kambiumerwachen in den dickeren Wurzeln einige Zeit (nach Mer ca. 14 Tage) später als in der Stammbasis und breitet sich nach und nach auf die dünneren aus, wo es nach Gulbe 4 bis 5 Wochen nach seinem Beginn in den dünnen Zweigen angelangt ist.

Th. Hartig (1857, p. 290) kam bei seinen vorstehend referierten Untersuchungen, die gleichwohl die Wurzeln umfaßten, teilweise zu bedeutend anderen Resultaten, indem das Kambiumerwachen nach ihm unbedeutend (Lärche, Kiefer) bis $2\frac{1}{2}$ Monate (beim Ahorn ungefähr den 20. Juni und bei der Eiche ungefähr den 20. Juli) später als in der Stammbasis anfang. Nach einer entgegengesetzten Erfahrung gibt Russow (1882, p. 385) an, daß die Xylembildung gewöhnlich schon Anfang April oder nur wenige Tage später als im Stamm, bei der Linde sogar früher als im Stamm ihren Anfang nahm. Brown (1915, p. 236) gelang es nicht den eigentlichen Zeitpunkt des Kambiumerwachens in der Wurzel von *Pinus Strobus* festzustellen, aber am 30. Mai hatte es noch nicht begonnen, obgleich das Xylemabsetzen im oberen Teil des Stammes seit der zweiten Hälfte des April vor sich gegangen war (vgl. p. 339).

3. Der Verlauf der Kambialtätigkeit.

Während die Wachstumsintensität anfänglich verhältnismäßig schwach ist, steigt sie schnell und erreicht gewöhnlich im Juni oder Juli ein Maximum. Hierauf nimmt sie nach einigen Verfassern nach und nach ab, bis sie im Herbst ganz aufhört. Andere Forscher sind doch der Meinung, daß das Dickenwachstum zwei Maxima mit zwischenliegender mehr oder minder ausgeprägter Wachstumsverminderung aufweist.

Da die Umfangsmessung die zweckmäßigste Untersuchungsmethode für das Studium dieser Frage sein dürfte, und da die Forscher, welche die genannte Methode benutzt haben, im allgemeinen zwei Maxima gefunden haben, sind zwei solche möglicherweise gewöhnlicher als eines. Der Unterschied zwischen Maxima und Minima

ist doch oft sehr unbedeutend, und die Feststellung derselben würde auf reinen Zufällen beruhen können (Jost 1892).

Angaben über zwei Maxima liegen vor bei van Hall (1839), R. Hartig (1882; 1888b, p. 50), Mischke (1890), D. Christison (1891, 1893), Jost (1892, p. 595), Friedrich (1897) und Brown (1915). Die Maxima trafen nach van Hall im Juni und August ein, nach R. Hartig Ende Juni und Anfang August (50jährige Rotbuchen; vgl. p. 338), nach Mischke im Mai und Anfang August (Fichte) oder im Juni und der ersten Hälfte des August (Kiefer), nach Jost meistens in der letzten Hälfte des Mai und der ersten Hälfte des Juli, nach Friedrich Ende Mai und Mitte Juli und nach Brown während Mai-Juni und Juli-August (*Pinus Strobus*). Bald sind beide Maxima gleich groß (van Hall bei der Esche), bald ist das erstere (van Hall bei der Ulme; Mischke bei der Kiefer), bald das letztere (van Hall bei der Ulme; Mischke bei der Fichte) am meisten markiert.

Angaben über ein Maximum finden sich bei van Hall (1839), von Mohl (1844), Th. Hartig (1857), R. Schröder (1879), R. & D. Christison (1883, p. 65), R. Hartig (1888b, p. 50), Jost (1892, p. 602), D. Christison (1893), Wieler (1898) und Knudson (1913). Das erwähnte Maximum traf nach van Hall bald im Juni, bald im Juli ein, nach von Mohl und Th. Hartig in der Mitte des Sommers, nach R. Schröder Mitte Mai (sibirische Fichte) oder Mitte Juni (Pappel, Eiche), nach R. & D. Christison im Juni (immergrüne) oder Juli (laubwerfende Bäume), nach R. Hartig in den letzten zwei Dritteln des Juli (150- und 100jährige Rotbuchen), nach R. Christison (1893) in der Regel im Juni oder Juli aber zuweilen im Mai oder August, nach Jost im Mai-Juni (junge Zweige) und nach Knudson Anfang Juni (*Larix Laricina*).

Nach meiner eigenen Erfahrung geht die Kambialtätigkeit in jungen Zweigen schon von Anfang an recht rasch von statten. Sie nimmt an Lebhaftigkeit zu und erreicht ein Maximum Mitte Juni. Darauf scheint sie recht gleichmäßig fortzugehen. — Die Blätter hatten am 8. Juni ihre volle Größe erreicht.

Während Mischke (1890) geneigt ist, die Ursache der konstatierten zwei Wachstumstermine in den Witterungsverhältnissen zu sehen, hält Jost (1892, p. 592) diese Erklärung für hypothetisch, und betont D. Christison (1893), daß die sommerliche Verzögerung des Dickenwachstums in hohem Grade von Temperatur und Witterung unabhängig ist. Jost ist doch der Meinung, daß der eigentliche Zeitpunkt der lebhaftesten Dickenzunahme durch äußere Faktoren bestimmt wird.

Welche Rolle die innere Periodizität gegenüber den äußeren Faktoren spielt, läßt sich noch nicht entscheiden, doch dürfte bald diese,

bald die erwähnten Faktoren den Ausschlag geben. Wenn man den Angaben glauben darf, kann ein und dasselbe Individuum das eine Jahr ein, das andere Jahr zwei Maxima (van Hall 1839), und können verschiedene unter denselben Bedingungen wachsenden Individuen während desselben Jahres ein oder zwei solche (R. Hartig 1888b, p. 50) besitzen. Eichenzweige, welche Johannistriebe entwickeln, zeigen zwei Maxima, solche, die dies nicht tun, ein Maximum (Jost 1893, p. 110). Ferner kann bei verschiedenen Arten während desselben Sommers das erstere oder das letztere Maximum am meisten markiert sein (Mischke 1890). Und nach D. Christison (1893, p. 333) endlich erreichen jüngere Bäume früher ein Maximum als ältere.

R. & D. Christison (1883, p. 65; vgl. D. Christison 1893, p. 333) fanden, daß die wintergrünen Bäume in den Stämmen gewöhnlich 60 Proz. ihrer Jahresringe vor Ende Juni gebildet hatten, während die laubwerfenden erst später die gleiche Prozentzahl abgesetzt hatten.

Bei der Rotbuche hatte nach R. Hartig (1888b, p. 50) die Dickenzunahme an der Mitte des Stammes folgende Werte ergeben:

	Den 15. Juni	6. Juli	27. Juli	11. Aug.	
150jähriger Baum	35	61	90	100	} Proz. des vor- jährigen Jahresringes
100 " "	32	43	80	100	
50 " "	24	55	68	100	

Eine von Mischke (1890, p. 170) untersuchte Kiefer hatte im Stamm die halbe Anzahl der Elemente, die in dem Jahre abgesetzt wurden, etwa den 1. Juni gebildet, und eine Fichte hatte dies ungefähr den 20. desselben Monats getan.

Knudson (1913) gibt an, daß das Xylemabsetzen im Stamm einer *Larix Laricina*, das den 25. Mai anfang, mit solcher Intensität andauerte, daß mehr als ein Drittel des Jahresringes am 3. Juni gebildet war. Den 6. Juli war der Xylemring nahezu fertig, und praktisch gesprochen erfolgte demnach das ganze Dickenwachstum im Laufe des Juni.

Ich selber fand, daß das Xylemabsetzen an den genannten Daten bei jungen Zweigen folgende Beträge des Ringes vom vorhergehenden Jahre erreicht hatte:

Den 15. Juni 29. Juni 11. Juli

<i>Pinus</i>	60	35	95	} Proz. des vorhergehen- den Jahres- ringes
<i>Picea</i>	50	90	85	
<i>Juniperus</i>	60	35	85	
<i>Larix</i>	50	100	95	
<i>Betula</i>	50	100	75	
<i>Alnus</i>	35	85	100	
<i>Salix</i>	25	50	100	
<i>Populus tremula</i>	15	40	50	
<i>Tilia</i>	35	50	85	
<i>Sorbus aucuparia</i>	40	50	80	
<i>Ulmus</i>	60	40	50	
<i>Prunus padus</i>	55	85	—	
<i>Corylus</i>	90	80	100	

4. Das Aufhören der Xylembildung.

Sichere Daten für die Beendigung der Xylembildung kann man, wie bereits bemerkt, natürlich nur durch eine mikroskopische Untersuchung erhalten, da das Dickenwachstum ganz allmählich aufhört, und da die Phloëmbildung bis weiter in den Herbst hinein andauert.

In Mitteleuropa wird der Jahresring gewöhnlich im Laufe des August oder der ersten Hälfte des September fertig gebildet, seltener später. Nach D. Christison (1893, p. 333) dauert die Dickenzunahme bei jungen Individuen weiter in den Herbst hinein an als bei älteren, eine Beobachtung, die, was *Pinus Strobus* anbelangt, von Wieler (1898, p. 91) bestätigt worden ist.

Das Xylemabsetzen hört ungleichzeitig in den einzelnen Baumteilen auf, und die Reihenfolge kann teils dieselbe (Th. Hartig 1857, p. 290; N. J. C. Müller 1875, p. 186; Gulbe 1888, 1888a), teils eine andere (Mer 1892, 1892a; R. Hartig 1893, 1894) als die sein, in welcher das Kambiumerwachen vor sich geht.

Bei der Lärche waren nach Th. Hartig (1857, p. 290) alle Tracheiden abgesetzt in den dünnen Zweigen den 19. August, im Stamm wie auch in den dickeren Wurzeln den 2. September und in den dünnsten Wurzeln den 1. Oktober. Den 1. Oktober hatten die Elemente in allen oberirdischen Teilen volle Verholzung erreicht und den 16. Oktober in allen unterirdischen. — Die Kiefer stimmte mit der Lärche nahezu überein. — Beim Ahorn war das Xylemabsetzen in den dünnen Zweigen am 5. August beendet, in den übrigen oberirdischen Teilen wie auch in den dickeren Wurzeln am 19. desselben Monats und in den feineren und feinsten Wurzeln resp. am 2. und

16. September. Die Verholzung war fertig in den Ästen und in der Mitte des Stammes am 2. September und in der Stammbasis wie in allen Wurzeln außer den feinsten am 16. September. — Bei der Eiche hatte die Holzbildung aufgehört in oberirdischen Teilen am 5. August, in den dickeren Wurzeln am 19. August und in den feinsten am 16. September. Den 16. September waren alle Elemente verholzt in den oberirdischen und den 1. Oktober in den unterirdischen Partien.

Das Dickenwachstum umfaßte in den oberirdischen Teilen:

bei der Lärche	$3\frac{1}{2}$	} Monate.
„ „ Kiefer	$4\frac{1}{2}$	
„ „ Eiche	$3\frac{1}{2}$	
und beim Ahorn	3	

Mer (1892, p. 101; 1892 a, p. 244) fand, wie erwähnt, bei seinen eingehenden Untersuchungen, daß die Kambialtätigkeit in einer anderen Reihenfolge zum Abschluß gelangt als der, in welcher das Erwachen vor sich geht. Sie hört frühzeitiger in den Ästen als im Stamm auf und bei Bäumen in Beständen zuerst in den unteren Ästen und in den unteren und mittleren Partien dieser Äste früher als in den oberen. In kräftigen Ästen freistehender Bäume ist die Verholzung in den äußeren Partien früher fertig als in den mittleren und am spätesten in den erweiterten Zweigbasen. Im Stamm hört die Kambialtätigkeit in der Regel am frühesten am Gipfel und zuletzt an der Basis auf. Bei Bäumen, die aus einem oder dem anderen Grunde ein sehr schwaches Dickenwachstum besitzen, ist das Verhältnis umgekehrt. — Nach Mer beginnt demnach die Kambialtätigkeit am frühesten und hört am spätesten auf in den Partien des Baumes, wo sie am lebhaftesten ist, wo die jährliche Neubildung am größten ist.

Eine von R. Hartig (1893, 1894) untersuchte Eiche ist von Interesse, da die Xylembildung derselben am frühesten im unteren Stammteil, am 19. August, und am spätesten in den jüngsten Zweigen, am 5. September, zum Abschluß kam (vgl. Th. Hartig und N. J. C. Müller).

Laut eigener Untersuchungen wurde der Jahresring bei dünnen Eichenzweigen bereits Anfang August fertig gebildet, bei solchen von *Sorbus aucuparia* und *Ulmus* etwas später und bei jungen Zweigen der übrigen untersuchten Holzpflanzen, *Pinus*, *Picea*, *Juniperus*, *Larix*, *Betula*, *Alnus*, *Salix caprea*, *Populus tremula*, *Tilia*, *Prunus padus* und *Corylus*, während der letzten zwei Drittel des Monats August.

Demnach waren die wintergrünen Bäume, *Pinus*, *Picea* und *Juniperus*, in erwähnter Hinsicht gleichzeitig mit den laubwerfenden. — Interessant ist, daß *Quercus*, die erst im Oktober anfang das Laub

abzuwerfen, oder ungefähr einen Monat später als die übrigen Laubbäume, sogar etwas früher war als jene in bezug auf die Beendigung des Dickenwachstums (vgl. oben).

Th. Hartig's (1857, p. 290) Angaben betreffend das Aufhören des Xylemabsetzens in der Wurzel wurden bereits beiläufig erwähnt (p. 343). Da die Holzbildung teils gleichzeitig, teils um nicht mehr als einen halben Monat später als in den oberirdischen Teilen vollendet war, und dieselbe selbst bis zu zweieinhalb Monate später anfang, war sie in ein paar Fällen von sehr kurzer Dauer. In den Faserwurzeln vollzog sie sich sogar innerhalb zwei bis drei Wochen.

Gulbe (1888, 1888a), Mer (1892, p. 102; 1892a, p. 244) und O. G. Petersen (1898) geben an, daß die Wurzeln noch einige Zeit fortfahren an Dicke zuzunehmen (nach Mer zuweilen 14 Tage), nachdem Stamm und Äste damit aufgehört haben. Am längsten dauert die Kambialtätigkeit fort nach Gulbe in den feinen, nach Mer in den dicken Wurzeln. Sie ist demnach von ungefähr derselben Dauer in den unter- wie in den oberirdischen Teilen des Baumes. Während bei den Nadelbäumen die Xylembildung in der Wurzel mit Eintritt des Herbstes oder des Vorwinters beendet wird, dauert bei den Laubbäumen, nach dem was von Mohl (1862, p. 237, 313ff.) gefunden zu haben meint, dieselbe wenngleich viel langsamer während des Winters fort, um bei der Eiche Ende Februar, bei der Esche im März und bei Apfel- und Birnbäumen im April des nächsten Jahres ihr Ende zu erreichen. Th. Hartig (1863) fand Mitte Januar den Jahresring gleichfalls weit entfernt fertig bei einer 2 Zoll dicken Wurzel von *Salix caprea*. Da aber mehrere gleichzeitig untersuchte Baumarten einen völlig fertigen Holzring zeigten, nimmt Th. Hartig an, daß das von von Mohl und ihm beobachtete Verhältnis als Abnormität zu bezeichnen ist, eine Annahme, welcher Russow (1882, p. 388) beistimmt, während er doch gleichzeitig zu glauben geneigt ist, daß unter besonders günstigen Bedingungen auch zur Winterzeit eine Zellbildung in der Wurzel würde vor sich gehen können.

Über das Verhältnis zwischen dem Fertigwerden des Jahresringes und dem Laubfall sind in der Literatur keine direkten Angaben vorhanden, aber nach dem was ich gefunden, sind die Jahresringe in jungen Zweigen im allgemeinen gerade fertiggebildet, wenn die Blätter anfangen gelb zu werden. So wurden im Jahre 1913 die ersten gelben Blätter beobachtet bei *Betula*, *Ulmus*, *Salix caprea* und *Prunus padus* um Mitte August und bei anderen Bäumen etwas später in demselben Monat. Mit Anfang September trat der Laubfall ein, der bis in den Oktober hinein andauerte. Um die Mitte

des letztgenannten Monats standen fast alle Bäume kahl. Dies gilt doch nicht von der Eiche, bei welcher der Laubfall erst mit dem Eintritt des Oktobers anfang.

5. Der Zeitpunkt des Auftretens des Engholzes.

Es gibt große sowohl individuelle als spezifische Unterschiede hinsichtlich des Zeitpunktes, bei welchem Engholz anfängt abgesetzt zu werden; die Engholzzone bildet bald den größten Teil, bald einen Bruchteil des Jahresringes, und der eine Baum ist früher, der andere später in seiner Entwicklung.

Nach Mer (1892 b, p. 501) beginnt die Engholzbildung bei der Eiche um Mitte Juni und bei der Fichte um Mitte August, nach Schwarz (1898, p. 324) bei der Kiefer Ende Juli-Anfang August. Für verschiedene Individuen der Fichte stellte Wieler (1898, p. 103) das Auftreten des Engholzes für den 17. bis 28. Juli, 7. August und 28. August bis 8. September fest, und für solche der Kiefer für den 7. bis 18. August und 28. August. Eine entsprechende Entwicklung des Jahresringes zeigten *Abies pectinata* bereits den 16. Mai und *Quercus rubra* und *Q. pedunculata* während der zweiten Hälfte des Juni (l. c.).

Penhallow (1907, p. 30) gibt die fünfte bis siebente Woche nach dem Treiben als Zeitpunkt für das Auftreten von Engholz bei amerikanischen Nadelhölzern an.

Bei *Pinus Strobus* nahm nach Brown (1915) das Engholz-absetzen seinen Anfang in den oberen Partien des Baumes während der ersten Hälfte des August und verbreitete sich allmählich nach abwärts.

Ich selbst fand die ersten Engholzelemente in jungen Zweigen der Eiche um Mitte Juni und in solchen von der großen Mehrzahl der übrigen untersuchten Bäume gegen Ende Juli.

Kapitel 7.

Das Verhältnis zwischen der Kambialtätigkeit und anderen periodischen Prozessen.

1. Kambialtätigkeit und Blätter- und Triebperiodizität nebst hiermit zusammenhängenden Fragen.

Unter den periodischen Erscheinungen der Pflanzen ist bekanntlich der Trieb- und Blätterperiodizität als der am leichtesten zu studierenden die größte Aufmerksamkeit geschenkt worden. Die

übrigen periodischen Vorgänge sind weniger bekannt, und über ihr Verhältnis zur Kambiumperiodizität weiß man so gut wie gar nichts. Da Vorrat an geeigneten Nährstoffen eine notwendige Bedingung dafür ist, daß das Kambium seine Tätigkeit soll beginnen können, scheint indessen eine frühjährige Metamorphose der Reservestoffe unweigerlich der Kambialtätigkeit vorausgehen zu müssen (vgl. Antevs 1916).

Das Treiben und der Anfang des Kambiumerwachens sind bei uns nahezu gleichzeitig (vgl. p. 336 ff.). Die Gleichzeitigkeit ist doch meistens nicht vollständig, sondern bald ist der eine, bald der andere Prozeß der frühere, und die Zeitdifferenz kann einen ganzen Monat betragen.

Das Absetzen von Xylem beginnt gewöhnlich in den jüngsten Zweigen und breitet sich nach abwärts aus. Die Schnelligkeit, mit der sich das Kambiumerwachen verbreitet, ist in hohem Grade von mehreren äußeren Umständen abhängig. So können bald einige Tage, bald ein ganzer Monat zwischen dem Erwachen in den dünnen Zweigen und im unteren Teil des Stammes verfließen (vgl. p. 339).

Die Wachstumsintensität ist anfänglich recht schwach, nimmt aber rasch zu und erreicht gewöhnlich im Juni ein Maximum. Hierauf sinkt sie nach einigen Verfassern, bis sie gegen den Herbst ganz aufhört, während sie nach anderen Forschern, nachdem sie sich einige Zeit im Fallen befunden, von neuem steigt, um im Juli ein zweites Maximum zu erreichen, bevor das schließliche Sinken eintritt (vgl. p. 340 ff.).

Der Zeitpunkt des Aufhörens der Kambialtätigkeit ist ebenso wie der des Kambiumerwachens durch verschiedene Faktoren bestimmt und trifft sehr verschieden ein, aber gewöhnlich im August oder September. In jungen Zweigen ist der Jahresring gerade fertig, wenn die Blätter anfangen gelb zu werden (vgl. p. 345).

Die Entwicklung der Blätter zur vollen Größe erfolgt bei Laubbäumen sehr rasch und war hier in Stockholm im Jahre 1913 Anfang Juni, d. h. nach einem Monat oder weniger, beendet. Auch bei der Lärche wachsen sie schnell aus. Bezüglich der Verhältnisse bei den Nadelbäumen im übrigen bringt Wieler (1898, p. 116) einige Aufklärungen. Er fand ein sehr verschiedenes Verhalten bei verschiedenen Arten. Bei *Pinus Cembra* erlangten die Nadeln schon Mitte Juni, bei *P. Mughus* in der ersten Hälfte des Juli, bei *P. Strobus* im Laufe des August, bei *P. silvestris* Anfang August und bei *P. austriaca* erst Ende August ihre definitive Größe.

Das Längenwachstum der Triebe geht im großen gesehen parallel mit der Entwicklung der Blätter. So fand Stone (1885), daß dasselbe in New York bei den Laubbäumen mit der dritten bis sechsten Woche vom Beginn der Blattentfaltung an gerechnet beendet war.

Bei den Nadelbäumen dauert das Längenwachstum beträchtlich längere Zeit an. D. Christison (1891) fand, daß es etwas später beginnt als die Umfangszunahme, in der zweiten Hälfte des Monats Mai, aber ungefähr ebenso lange, oder bis zur zweiten Hälfte des August, dauert.

Aus dem Gesagten dürfte hervorgehen, daß ein intimerer Zusammenhang zwischen der Kambialtätigkeit und der Triebbildung nicht existiert. Manche Verfasser haben freilich einen solchen vermutet, aber sie dürften die Zeitrelation nicht genug berücksichtigt haben. Als voneinander unabhängig dürfen sie doch natürlich nicht angesehen werden. Sie besitzen die Fähigkeit sich gegenseitig zu beeinflussen und sich einander anzupassen. Eine größere Blättermasse entspricht beispielsweise einer kräftigeren Entwicklung des Jahresringes, und ungefähr gleichzeitig damit, daß sich ein ansehnliches Laubwerk rasch entwickelt, setzt das Kambium weitlumige Elemente ab um den gesteigerten Wasserbedarf zu decken.

Die hier mitgeteilten Angaben stammen ausschließlich aus den gemäßigten Zonen, hauptsächlich aus Mitteleuropa.

Die ersten Angaben über das Verhältnis zwischen denselben Prozessen in den Tropen verdanken wir Perrot & Gérard (1907), welche gezeigt haben, daß im Sudan die Aktivität der genannten Vorgänge zeitlich zusammentrifft. Später hat Simon (1914, p. 161) durch seine Untersuchungen in Buitenzorg, Java, zum Teil klar gemacht, in welchem Verhältnis die Aktivität und Ruhe des Kambiums hier zu den entsprechenden Zuständen des Triebes stehen. Wann im Verhältnis zum Treiben die Kambialtätigkeit ihren Anfang nimmt, und wie dieselbe verläuft, wurde doch gewöhnlich nicht beobachtet. Ein paar treibende Äste zeigten schon überall einen kräftigen Neuwuchs (l. c., p. 131, 137).

Bei solchen Baumarten, welche längere Zeit kahl stehen, zeigte sich nach letztgenanntem Verfasser das Kambium während des Kahlstehens im Ruhezustand. „Es beginnt langsam seine Tätigkeit, wenn die Blüten voll entfaltet resp. im Abfallen begriffen sind, und die Laubknospen sich zu strecken anfangen, um dann während des Heranwachsens des jungen Laubes und in der darauffolgenden Zeit den Höhepunkt seiner Tätigkeit zu erreichen.“

„Die Mehrzahl der in trockenen Gegenden blattlos werdenden Arten behält dagegen, wie mitgeteilt wurde, in Buitenzorg bis kurz vor dem Aufbrechen der Knospen einen geringeren oder größeren Rest des Laubes, allerdings meist in ziemlich vergilbtem Zustande, - am Baume . . . Alle soeben genannten Arten zeigten während jener Zeit, in welcher sie nur noch vergilbtes, aber nicht mehr assimilierendes Laub besitzen, kein Dickenwachstum mehr; ihr Kambium be-

fand sich, wie aus den Untersuchungsbefunden unzweifelhaft hervor-
 geht, in völliger Ruhe“ (l. c., p. 163).

Auch in jenen Bäumen, welche die Hauptmasse ihrer bis dahin
 meist noch lebensfähig aussehenden Blätter erst kurz vor oder
 während des Beginns der Knospenentfaltung abwerfen, ruht das
 Kambium vor der Entfaltung der Knospen (l. c., p. 164).

Da die Untersuchungen nur an einer ziemlich begrenzten Anzahl
 Formen vorgenommen sind, warnt Simon vor einer Generalisierung.
 Es sind weitere Untersuchungen nötig.

Großes Interesse bieten natürlich die immergrünen Arten, gleich-
 wohl von welchen die meisten nach Volkens (1912) einem periodi-
 schen Treiben unterliegen. Die Untersuchungen Simon's (1914, p. 164)
 beschränken sich auf *Ficus annulata* var. *valida*, aber „machen es sehr
 wahrscheinlich, daß hier vor Beginn des jedesmaligen (wohl zweimal
 im Jahr stattfindenden) Treibens eine längere Ruhe der Kambialtätig-
 keit eintritt“.

Es hat demnach den Anschein, als ob die Periodizität des Kam-
 biums auch in den Tropen im großen gesehen mit der der Blätter
 und der Triebe parallel ginge, als ob Zustände von Ruhe und Be-
 wegung der Zeit nach ungefähr bei beiden zusammenfielen.

In diesem Zusammenhang dürfte es demnach nicht unangebracht
 sein, mit ein paar Worten die Blätterperiodizität in den Tropen, und
 zwar in Buitenzorg, zu berühren, da man hierdurch wenigstens
 einigen weiteren Einblick in die Periodizität des Kambiums daselbst
 erhalten dürfte. Die Angaben stammen von Volkens (1912) und
 Simon (1914).

Die Temperatur ist in Buitenzorg in allen Monaten des Jahres
 außerordentlich gleichförmig, während die Verteilung der Regen-
 mengen recht ungleichmäßig ist, indem eine bald mehr, bald weniger
 ausgeprägte Trockenheit während unserer Sommermonate eintritt.

Die Mannigfaltigkeit der Formen, welche die Periodizität der
 Blätter annehmen kann, ist erstaunlich. Zwischen den beiden Extremen
 völlig kahl während der Ruheperiode und immergrün sind alle denk-
 baren Übergänge vorhanden. — Mit ein paar Ausnahmen stehen
 keine Bäume längere Zeit kahl als zwei Monate (Volkens 1912,
 p. 77), und die ganz überwiegende Menge der Arten bleibt, nachdem
 die Blätter gefallen sind, nur auf wenige, höchstens acht Tage laub-
 los. — *Ficus variegata* steht kahl bereits einige Tage, nachdem sie
 frisch und grün war (l. c., p. 70). Bei anderen Arten erfolgt der
 Laubfall während einer Woche, zwei Wochen, eines Monats, zwei bis
 drei Monate oder zuweilen wesentlich längerer Zeit. — Von immer-
 grünen besitzen manche Arten eine ziemlich strenge Periodizität;
 manche andere befinden sich das ganze Jahr über in beschränktem
 Werfen (l. c., p. 72). Gewöhnlich sind Laubfall und Lauberneuerung

gleichzeitig. Immer noch häufig tritt das Werfen kurz nach vollendetem, seltener kurz vor beginnendem Treiben auf. — Schließlich gibt es einige Arten, welche eine Übergangsstellung zwischen den laubwerfenden und immergrünen einnehmen (Simon 1914, p. 149).

Es gibt eine recht große Anzahl Bäume in Buitenzorg, die ihre Blätter mehr als einmal im Jahre abwerfen (vgl. p. 351). Schimper (1898, p. 264) berichtet von einer *Urostigma glabellum*, die ungefähr alle zwei Monate ihre Blätter abwarf und neues Laub entwickelte. Nach Volkens (1912, p. 78) macht *Ficus fulva* alle 4 bis 5 Monate einen vollständigen Laubwechsel durch und steht dann 3 bis 5 Tage ganz laublos. „Regelmäßig zweimal im Jahr, im Frühjahr und im Herbst, werfen sicher *Terminalia catappa* und *Sterculia javanica*.“ Ferner zählt Volkens einige zehn Arten auf, die er zweimal im Jahre kahl stehen bzw. kahl werden sah in einem oder auch in mehreren Exemplaren.

Nicht jeder Ruheperiode des Kambiums entspricht eine Zonenbildung im Holz. So besaß eine von Strasburger (1891, p. 85) untersuchte *Araucaria brasiliana* aus Algier eine kambiale Ruheperiode, ohne daß darum die Jahresringe sicher zu unterscheiden waren (vgl. p. 310), und daß jahresringlose Holzgewächse in einem noch mehr periodischen Klima eine solche besitzen, ist natürlich. Die vorstehend referierten Untersuchungen Simon's wie auch anderes deuten im übrigen vielleicht darauf, daß das Kambium unter allen Umständen nur periodisch wirksam ist.

Trewia nudiflora steht nach Simon (1914, p. 103) nur kurze Zeit kahl. Bei einigen am 3. Februar untersuchten Zweigen befand sich das Kambium in vollständiger Ruhe. „Zuwachszonen waren manchmal, aber nicht immer erkennbar; sie entsprachen dann dem Alter des betreffenden Aststückes, berechnet nach der Zahl der oberhalb desselben vorhandenen Triebabsätze.“ — *Albizzia procera* ist während des Ostmonsums fast blattlos, aber nicht ganz kahl (l. c., p. 104). In einem kahlen Zweig befand sich das Kambium am 28. Januar in vollständiger Ruhe. Hier kommen aber nur selten deutlich erkennbare Zuwachszonen zustande. — Das untersuchte Exemplar von *Tetrameles nudiflora* stand eine kurze Zeit kahl (l. c., p. 131). „Es ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, daß das Kambium bei dieser Art eine längere, der äußeren Ruhe entsprechende, mindestens 2 monatliche Ruhezeit durchmacht. — Eine Zonenbildung im Holzkörper ist trotzdem weder makroskopisch noch mikroskopisch wahrnehmbar.“ — *Hevea brasiliensis* warf ihre Blätter niemals vollständig ab, aber das Kambium besaß eine Ruheperiode (l. c., p. 142). Eine deutliche Zonenbildung war nicht zu unterscheiden (vgl. A. Link 1915, p. 382 ff.).

Aus den angeführten Beispielen geht auch hervor, daß die Zonenbildung auch bei Bäumen, die Zuwachszonen leicht abzusetzen scheinen, zuweilen kaum wahrzunehmen ist, obgleich die Bäume einige Zeit völlig kahl stehen. Allerdings gibt es wie bekannt einen gleichmäßigen Übergang von Holzpflanzen, die bei äußerst schwacher Klimaperiodizität Jahresringe absetzen, zu solchen, von denen man sagen kann, daß sie einer diesbezüglichen Fähigkeit entbehren, aber im allgemeinen ist, wenn Jahresringe überhaupt abgesetzt werden können, ein Laubfall mehr als ausreichend.

Das gleiche geht aus Angaben von Ursprung (1904) hervor. *Eriodendron anfractuosum* wird vollständig kahl sowohl in Buitenzorg als in Ostjava (l. c., p. 202). An ersterer Lokalität zeigte sie doch nur Andeutungen einer Zonenbildung. Ungefähr dasselbe gilt für *Odina gummifera* (l. c., p. 198). Irgendwelche Angaben, wie lange der laublose Zustand dauerte, sind nicht erteilt.

Die Bedingung dafür, daß die Zonenbildung unter den erwähnten Umständen nicht zustande kommen soll, ist, wie aus Ursprung's (1904) Untersuchungen hervorgeht, daß das Klima sehr gleichmäßig ist, wie es in Buitenzorg der Fall ist. In Ostjava, wo ein ausgeprägter Unterschied zwischen Trocken- und Regenzeit herrscht, waren die Jahresringe bei denselben Arten deutlich markiert. Man muß demnach die Zonenbildung mit der Periodizität der Pflanze überhaupt zusammenstellen, nicht mit dem Laubfall allein. Die Periodizität einer Art ist nicht mit Notwendigkeit in jeder Hinsicht besonders ausgeprägt darum, weil das Laub abgeworfen wird. Das Werfen ist in sehr hohem Grade spezifisch.

Interessanterweise bilden blätterlose (*Ephedra*, *Retamelia*) und blattarme Pflanzen deutliche Jahresringe (Strasburger 1891, p. 141; Reiche 1897; Wieler 1898, p. 114; Ursprung 1900 und 1904, p. 190; vgl. p. 316).

Andererseits darf die Bedeutung des Werfens des Laubes für die Ausbildung des Jahresringes nicht unterschätzt werden. Nördlinger (1864, p. 11; vgl. Abromeit 1884, p. 221) gibt an, daß die afrikanischen Arten von *Quercus* mit einjährigen Blättern deutlich ringporiges Holz zeigen, wie auch, daß die südfranzösische Abart der echten Korkeiche mit nur einer älteren Laubgeneration scharf markierte Jahresringe hat. Die Hauptform der Korkeiche, welche mehrjährige Blattgenerationen besitzt, hat dahingegen kaum geschiedene Ringe. Alle nördlicheren Arten zeigen scharf hervortretende Zuwachszonen, aber es herrscht in bezug auf die Schärfe auch bei diesen ein bedeutender Unterschied zwischen laubfallenden und immergrünen.

Simon (1902, p. 245), der den Bau des Holzkörpers sommer- und wintergrüner Holzgewächse näher studiert hat, sagt, daß sich

die ersteren durch die fast nur aus großen Gefäßen bestehende Frühjahrszone auszeichnen, während bei den letzteren die Leitungsbahnen fast gleichmäßig durch den Jahresring verteilt sind mit kaum größeren Gefäßen resp. Gefäßmengen in der Frühholzzone. „Wir können“, schreibt Holtermann (1907, p. 192), „sagen, daß durchgehend die schnellwachsenden laubwerfenden Bäume die deutlichsten Zuwachszonen bilden“ und fährt, was die Tropen anbelangt, fort (p. 193): „Bei den wirklich immergrünen Bäumen, die in der Trockenzeit ihr Laub vollständig behalten, ist es nach dem Angeführten selbstverständlich, daß die neuen Vegetationsperioden nur wenig in der Holzstruktur markiert sind.“ Dem ist noch hinzuzufügen, daß bei Bäumen der letzteren Gruppe, die unter sehr gleichmäßigen Klimaverhältnissen leben, normal ordentlich zu unterscheidende Jahresringe zu fehlen scheinen (vgl. das Zitat nach Koorders p. 305).

Es wird hiernach klar, daß die Ausprägung der Wasserleitungszone in einer relativ bestimmten Relation steht zur Schnelligkeit der Entwicklung der Blätter wie auch zur Größe der Vermehrung, welche die Transpirationsoberfläche hierbei erfährt.

Im Anschluß an das soeben Gesagte seien der Ort der Wasserleitung im Stamm sowie die Transpiration der Blätter in den verschiedenen Altersstadien kurz berührt.

Man dürfte annehmen können, daß die Anzahl der Jahresringe, die an der Wasserleitung beteiligt sind, nicht unwesentlich durch die Art der Kommunikation zwischen denselben beeinflusst wird. Bei den Koniferen geht diese durch die Hoftüpfeln vor sich. Außer bei den letzten Engholztracheiden, welche Tüpfeln an den Tangentialwänden besitzen, kommen solche nur an den Radialwänden vor. Bei *Pinus* fehlen tangentielle Tüpfeln sogar gänzlich.

Wesentlich anders gestaltet sich die Sache hinsichtlich der Laubbäume, wo die Tüpfeln auf allen Seiten der Elemente stehen. Die vornehmlichste Kommunikation dürfte doch dadurch aufrechterhalten werden, daß sich die neuen Weitholzgefäße direkt an Gefäße im Engholz anlegen, oder dadurch, daß radiale Tracheidenreihen die Gefäße verschiedener Jahresringe verbinden. Zuweilen ist sowohl das eine wie das andere der Fall (Gnentsch 1888).

In longitudinaler Richtung steht der Jahresring nur mit den primären Elementen des folgenden Internodiums in Verbindung (Jahn 1894, p. 327).

Demnach ist anzunehmen, daß es sich, wie R. Hartig (1889a; 1889b; 1891, p. 200; 1892a, p. 177; 1892b) u. a. Forscher gegenüber Wieler (1888, 1888a, 1889)¹⁾ verfochten, mit einzelnen Ausnahmen

¹⁾ Weitere Literatur: Boehm 1879. Haberlandt 1904. R. Hartig 1883; 1894; 1901, p. 9. Jost 1892a, p. 505ff. Rohrbach 1885. Sachs 1892. Strasburger 1891, p. 516ff. Wieler 1887, p. 118ff.; 1892.

um eine Anzahl Ringe, nicht ausschließlich oder so gut wie ausschließlich um den in Bildung begriffenen resp. fertiggebildeten Jahresring handelt, wie auch, daß bald mehr bald weniger Jahresringe an der Wasserleitung beteiligt sind; daß dies bei sehr verschiedenen alten Bäumen der Fall ist, versteht sich von selbst. Bei Bäumen mit Kernholz dürfte die Splinte allein die Leitung besorgen. Unter allen Umständen dürfte es feststehen, daß die Wassermenge, die im äußersten Ring hervorgeht, unverhältnismäßig größer ist als die in einer der übrigen, wie auch, daß der Transport in den einzelnen Ringen auf das Zentrum des Stammes zu sukzessive abnimmt. Die Bedeutung der schnelleren oder langsameren Entwicklung wie die der Größe der Blättermasse für die Ausbildung der Wasserleitungszone ist demnach leicht zu verstehen.

Das interessante Verhältnis, daß bei tropischen Laubbäumen die im eigentlichen Sinne wasserleitenden Elemente, wenn sie eine zonale Lokalisierung besitzen, zumeist hauptsächlich in der Mitte der Zuwachszone auftreten, dürfte wohl in irgendeiner Weise mit dem Zeitverhältnis zwischen dem Treiben und dem Kambiumerwachen zusammenhängen, oder, was vielleicht noch annehmbarer ist, mit demjenigen zwischen dem Kambiumerwachen und der lebhaftesten Transpiration, welche häufig nicht unmittelbar nach der neuen Belaubung resp. Vermehrung des Laubwerkes sondern während der trockensten Periode eintreffen dürfte. Man dürfte nämlich annehmen können, daß die Gefäßzone sich zu einem solchen Zeitpunkt ausbildet, daß sie leitungsfähig ist, wenn die Transpiration am größten ist.

Die für die Ausbildung des Jahresringes bedeutungsvolle rasche Steigerung der Transpirationsgröße bei der Entwicklung des Laubwerkes wird um so fühlbarer, als junge Blätter unter sonst gleichen äußeren Bedingungen durchweg mehr transpirieren als ältere (Burgerstein 1904, p. 58 ff.; Holtermann 1907, p. 190). Nach Seeliger (1911), welcher Arten von *Populus*, *Vitis*, *Acer* u. a. m. angehörige Blätter untersucht hat, und dessen Resultate nahe übereinstimmen mit denjenigen, welche von Höhnelt (1878, p. 315 ff.) lange vorher erhalten hatte, trifft das Transpirationsmaximum sehr früh ein, nämlich noch bevor das Blatt die Hälfte seiner definitiven Größe erreicht hat. Hierauf sinkt die Transpiration und erreicht ein Minimum kurz bevor, oder wenn das Blatt ausgewachsen ist. Auf dieses Minimum folgt von neuem ein Ansteigen der Transpiration, das zuweilen in einem zweiten niedrigeren Maximum resultiert. Schließlich wird der Vorgang sehr gleichmäßig und schwankt während des Sommers nur noch innerhalb geringer Grenzen.

Der Gang der Transpiration scheint auch bei immergrünen Blättern der gleiche zu sein. So zeigten solche nach Bergen (1904) bei sechs von acht untersuchten Arten des *Myrtus*-Typs eine leb-

haftere Transpiration im Alter von 15 bis 18 Monaten als in dem von 3 bis 4, wo sie soeben ihr Größenwachstum beendet hatten.

Späth (1912) hat bekanntlich durch seine vortrefflichen Untersuchungen gezeigt, daß während alle anormalen Triebe eine Ringverdoppelung verursachen, der Jahresring bei der Bildung der normalen Triebe, die sylleptische Triebe und Johannistriebe genannt werden, keine eigentliche Einwirkung erfährt, obgleich, speziell durch die letzteren, die transpirierende Oberfläche des Baumes mit einem Schlage wesentlich größer wird. Auf vorliegende Fakta gestützt habe ich oben (p. 331) die Ansicht ausgesprochen, daß eine Zuwachszone im Zusammenhang mit einer jeden solchen Triebbildung abgesetzt wird, die auf ein Absetzen englumiger Holzelemente folgt — sei es nun, daß diese unter den einen oder den anderen Umständen abgesetzt sind —, gegen welche die bei dem neuen Treiben gebildeten hervortreten können.

Verschiedene Forscher und vor anderen W. Magnus (1913, p. 318) haben betont, daß die Blätterperiodizität der Holzgewächse mit Johannistrieben nicht in Übereinstimmung steht mit den gegenwärtigen Lebensbedingungen, aber große Übereinstimmungen zeigt mit dem Verhalten von Bäumen, die unter anderen mehr gleichmäßigen klimatischen Bedingungen erwachsen sind. Und man dürfte demnach berechtigt sein anzunehmen, daß ebensowenig jede Triebbildung in den Tropen das Absetzen einer Zuwachszone herbeiführt bei Bäumen, wo solche sonst vorhanden sind. Irgendwelche Untersuchungen hierüber liegen doch nicht vor.

2. Die Kambialtätigkeit in der Wurzel und Längenwachstum resp. Wurzelneubildung.

In der Wurzel beginnt ja das Dickenwachstum zumeist etwas später als im Stamm, in der zweiten Hälfte des Mai und im Juni, aber zuweilen gleichzeitig oder etwas früher und wieder in anderen Fällen selbst bis zu $2\frac{1}{2}$ Monate später (vgl. p. 340). Es hört gleichfalls in der Mehrzahl Fälle unbedeutend später auf als im Stamm, in der Zeit von Ende August bis Anfang Oktober, nicht selten aber (in Mitteleuropa) erst gegen die Mitte des Winters bis im April des nächstfolgenden Jahres (vgl. p. 345).

Anders verhält es sich mit dem Längenwachstum und der Wurzelneubildung. Mit Ausnahme von Wieler (1894), welcher meint, daß die erwähnten Wachstumsprozesse in einem Termin vor sich gehen, beginnend etwas vor der Blattentfaltung und gleichzeitig mit dem Aufhören der Vorgänge in Stamm und Zweigen endigend, nehmen die Verfasser (Resa 1877, O. G. Petersen 1898,

Hämmerle 1901, Büsgen 1901, A. Engler 1903, Fabricius 1905, Simon 1906) zwei Wachstumsperioden mit dazwischenliegendem Stadium von relativer Ruhe an.

Die erwähnten zwei Wachstumstermine treffen nach O. G. Petersen im Februar—Juni und im August—Oktober oder August bis November, nach Hämmerle im April—Juli und (bei 3- bis 5-jährigen Wurzeln) Juli—Dezember oder (bei 1- und 2-jährigen Wurzeln) Oktober—Dezember, nach A. Engler im Frühsommer und im September—Oktober und nach Fabricius im Juni—Juli und im Oktober ein.

Längen- und Dickenwachstum sind demnach in der Wurzel in noch höherem Grade als in Stamm und Zweigen unabhängig voneinander, und beide zeigen eine anscheinend große Gesetzmäßigkeit, die an die Blätterperiodizität in wärmeren Gegenden erinnert. Die Wurzeln leben ja auch unter Verhältnissen, die zum Teil mit denjenigen auf niedrigeren Breiten analog sind, da die Temperatur des Bodens keinen oder nur geringeren Schwankungen mit den Jahreszeiten unterworfen ist.

Es hat den Anschein, als ob die Wurzeln in einem kalten Klima (oft) ihre Wachstumsprozesse beibehielten, bis die sinkende Temperatur dieselben unterbricht (Gulbe 1888 und 1888a, O. O. Petersen 1898). Nach A. Engler (1903) liegt die untere Grenze des Wurzelwachstums für die Nadelhölzer bei $+5$ bis 6°C , für die Buche und den Bergahorn erst bei $+2$ bis 3°C .

Gleichzeitig damit, daß die Wachstumsprozesse in Wurzel und Stamm in hohem Grade unabhängig voneinander sind, herrscht wohl ein Korrelationsverhältnis zwischen denselben, aber nähere Kenntnis hiervon fehlt noch (Kny 1894 und 1901, Hering 1896, Crasse 1915). Nach Büsgen (1901) und A. Engler (1903) fallen die Höhepunkte ober- und unterirdischer Wachstumstätigkeiten nahezu zusammen.

Kapitel 8.

Die Erklärungsversuche der Jahresringbildung und die für dieselbe allem Anschein nach wichtigsten Faktoren.

Die Jahresringbildung ist ja schon seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts Gegenstand des lebhaften Interesses speziell der Forstbotaniker gewesen, und an Versuchen, dieselbe zu erklären, hat es keineswegs gefehlt. Mehrere der lanzierten Auslegungen sind

doch äußerst einseitig und mangelhaft und besitzen nunmehr nur ein historisches Interesse. Andere haben mehr Gründe für sich, obwohl keine derselben annehmbar ist. Alle haben sie doch ihre große Bedeutung gehabt, denn die verschiedenen Auffassungen verursachten seinerzeit einen lebhaften Meinungsaustrausch, wobei eine Menge wichtiger Tatsachen zutage traten. — Die verschiedenen vorliegenden Erklärungsversuche, ebenso wie dieses Kapitel im übrigen, beziehen sich ausschließlich auf den normalen Jahresringtyp. Andere, in den Tropen vertretene Typen sind allzu wenig bekannt.

Schacht (1856, p. 343) und R. Hartig (1885, p. 34, 103) sehen die Ursache der Jahresringbildung in einer schlechteren Ernährung des Kambiums während des ersten als während des letzten Teiles der Vegetationsperiode. Wieler (1887, p. 129) und Klebs (1914, p. 87), die gleichfalls von der entscheidenden Bedeutung der veränderten Ernährungsverhältnisse reden, meinen, daß diese sich umgekehrt gestalten, demnach im Frühjahr am günstigsten sind.

Sachs (1868, p. 409) nahm an, und de Vries (1872, 1874, 1875, 1876) suchte zu zeigen, daß die Abnahme des radialen Durchmessers der Engholzelemente durch eine allmähliche, jeden Sommer erfolgende Steigerung des Druckes, den die Rinde auf den Holzkörper ausübt, verursacht wird.

Russow (1881, p. 148 ff.) verneint nicht den Einfluß des Rindendruckes, ist jedoch eher geneigt, die Engholzbildung mit dem im Herbst sinkenden Turgor der Jungholzzellen in Zusammenhang zu bringen.

Später meinen Krabbe (1882, 1884) und Wieler (1885; 1887, p. 81), auf experimentellem Wege gezeigt zu haben, daß die vermutete Steigerung des Rindendruckes nicht stattfindet, resp. daß ein Sinken im Turgor nicht erfolgt.

Haberlandt (1884, p. 371), Strasburger (1891, p. 949), R. Hartig (1894, p. 174) und Holtermann (1907, p. 207) betrachten den Bau des Jahresringes aus dem Nützlichkeitsstandpunkt und sagen, daß es der Bedarf an neuen Leitungsbahnen im Frühjahr ist, der die Bildung derselben verursacht.

Mer (1892, p. 97) sucht die Jahresringbildung durch die lebhaftere Kambialtätigkeit im Frühjahr gegenüber derjenigen im Spätsommer und Herbst zu erklären.

Während R. Hartig und Wieler dem Wechsel des Wassergehaltes des Stammes eine gewisse Bedeutung zuschreiben, legt Lutz (1895, p. 38, 80) das ganze Gewicht auf diesen.

Schwarz (1899, p. 365) sieht die Hauptursache der verschiedenen Ausbildung der Elemente in der Reizwirkung, die durch den Rindendruck und die mechanische Beanspruchung verursacht wird.

Metzger (1908) endlich sucht die Zonenbildung aus hauptsächlich mechanischem Gesichtspunkt zu erklären.

Bei der Jahresringbildung spielen anscheinend bald die inneren bald die äußeren Faktoren die Hauptrolle, während sie nicht selten gleichwertig zu sein scheinen. Ein beständig völlig gleichartiges Klima gibt es vielleicht nicht, aber es ist denkbar, daß manche Holzpflanzen auch in einem solchen periodische Zuwachszonen absetzen würden. In dem außerordentlich gleichmäßigen Klima von Buitenzorg fehlen Jahresringe nicht. Andererseits bilden einige Holzpflanzen erst bei einer ausgeprägten Klimaperiodizität deutliche Zuwachszonen, während andere dies unter den Verhältnissen, worunter sie leben, niemals tun, und von welchen man demnach sagen kann, daß sie einer diesbezüglichen Fähigkeit entbehren.

Man muß bei jahresringbildenden Holzpflanzen in erster Linie eine Fähigkeit voraussetzen, während verschiedener Teile der Vegetationsperiode verschiedenartige Elemente abzusetzen. Diese Fähigkeit wird teils durch rein innere Ursachen, teils durch verschiedene Faktoren, die in letzter Hand ihren Grund in der Klimaperiodizität haben, ausgelöst. — Die vornehmlichsten bei der Ringbildung wirkenden Faktoren dürften bei den Erklärungsversuchen der Forscher zutage gekommen sein.

Die Weitholzbildung ist, wie vor anderen Mer betont hat, zweifellos mit der außerordentlichen Lebhaftigkeit der Kambialtätigkeit bei Beginn der Vegetationsperiode zusammenzustellen. Die besagte Aktivität ist sicherlich spezifisch verschieden.

Zweifelsohne spielen auch die korrelativen Verhältnisse eine wichtige Rolle. So entspricht ja ein ringporiger Jahresring einem rasch, eine schwache Ausbildung der Frühholzzone einem allmählich auswachsenden Laubwerk. Man kann hier von einer Zweckmäßigkeit sprechen aber schwerlich von einer Notwendigkeit oder Folgewirkung, denn teils können die älteren Jahresringe sehr wohl die ganze Wasserleitung besorgen, was sie innerhalb gewisser Teile der Bäume auch tun bis die Weitholzzone von den Zweigspitzen her bis zu den feinsten Wurzeln fertig geworden ist, teils wird bekanntlich die Gefäßzone in den Zweigen nicht selten bedeutend vor dem Ausschlagen des Laubes ausgebildet. Vieles unter den korrelativen Verhältnissen erklärt sich sicherlich daraus, daß die verschiedenen Prozesse durch die gleichen Faktoren reguliert werden.

Die allmähliche Abnahme des Lumens der Zellen, speziell die des radialen Durchmessers derselben, dürfte hauptsächlich der abnehmenden Aktivität des Kambiums zuzuschreiben sein, während bei den Laubbäumen die Verminderung der Anzahl Gefäße und die Vermehrung anderer Elemente im wesentlichen auf den Korrelationsverhältnissen beruhen dürften.

Die Verdickung der Wände der Engholzelemente dürfte, wie vor anderen Schwarz hervorgehoben hat, zu einem wesentlichen Teil als eine Auslösung des Reizes zustande kommen, den die mechanische Beanspruchung verursacht. Daß die erwähnte Auslösung erst während des letzten Teiles der Wachstumsperiode stattfindet, ist als darauf beruhend anzusehen, daß die betreffende Inanspruchnahme sich nicht früher geltend machen kann, wie auch darauf, daß die Verdickung dann leichter vor sich gehen kann dank dem langsameren Absetzen von Elementen.

Ebenso wie die Ausbildung der wasserleitenden Zone in naher Relation zur Steigerung des Wasserbedarfes bei der Entwicklung des Blätterwerkes steht, tut dies demnach die mechanische Zone zur mechanischen Beanspruchung. Indessen darf die Fähigkeit des Kambiums verschiedene Reize durch Absetzen verschiedenartiger Elemente auszulösen nicht überschätzt werden, da die Relation zwischen Weit- und Engholz in erster Linie eine spezifische Eigenschaft ist. Bei manchen Arten besteht der größere, bei anderen ein unbedeutender Teil des Jahresringes aus Engholzelementen.

Verschiedene Forscher, Kohl (1886, p. 111), Wieler (1889 a, p. 169) wie auch Laurent und Molliard (siehe Jaccard 1912, p. 677), haben freilich gezeigt, daß die Verholzung und die starke Verdickung der Elemente durch eine starke Wasserzirkulation im allgemeinen gehemmt wird, aber man dürfte doch, wie mir scheint, in Frage stellen können, ob die erwähnte Zirkulation realiter von größerer Bedeutung ist. Die Engholzbildung nimmt nämlich bei uns im allgemeinen Ende Juli ihren Anfang, also zu einem Zeitpunkt, wo die Transpiration sehr lebhaft ist, jedenfalls sicherlich lebhafter als während des Vorsommers (vgl. p. 353).

Mehrere Forscher meinen ja, daß die Ernährungsverhältnisse des Kambiums während des ersten und letzten Teiles der Vegetationsperiode verschieden und demzufolge für die Jahresringbildung von Bedeutung sind. Irgendwelche Tatsachen, daß dies wirklich der Fall sein sollte, sind doch nicht dargelegt worden weder von denjenigen, die der Meinung sind, daß die Weitholzbildung durch speziell günstige Ernährungsbedingungen verursacht wird, noch von seiten derer, welche meinen, daß die Engholzbildung dies tut. Mir kommt es vor, als übersähen die Verfasser den bekannten Sachverhalt, daß unter sehr günstigen Ernährungsbedingungen ein abnorm kräftiger Ring ausgebildet wird, demzufolge bei den Nadelbäumen die Weitholzzone, bei den Laubbäumen die Engholzzone hauptsächlich an Breite zunimmt. Bei mangelnder Zufuhr von Nährstoffen wird ja ein in einer oder der anderen Weise anormaler Ring ausgebildet.

Nicht angeführte Literatur: Haberlandt 1895. R. Hartig 1880; 1883 a; 1891, p. 280; 1901, p. 10. Jaccard 1913 a. Jost

1892b; 1893, p. 118. Krabbe 1887. Kraus 1867. Montemartini 1896. Nördlinger 1880. Ursprung 1900, p. 68 ff. (ausführlichere Historik); 1904.

Kapitel 9.

Das Fehlen resp. Vorkommen der Jahresringe in paläo- und mesozoischen Hölzern und das klimatische Zeugnis dieser Erscheinungen.

Bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts bemerkten die Forscher, daß paläozoische und untertriassische Hölzer aus unseren und höheren Breitengraden durchaus keine, oder doch sehr unbestimmte Jahresringe zeigen, und daß solche „erst im Keuper und Lias bemerkbar, im Oolit deutlicher werden, endlich in der Tertiärformation jene Unterschiede wahrnehmen lassen, die wir auch in den gegenwärtigen existierenden Arten bemerken“ (Unger 1847, p. 272; vgl. Witham 1833).

Da man zu dieser Zeit die Auffassung hegte (Unger 1847, p. 267, 271), daß die Jahresringe in den Tropen heutzutage nirgends deutlich und scharf markiert sind, wie auch, daß die Verschiedenheiten in der Ausprägung derselben ausschließlich von klimatischen Unterschieden herrühren, schloß Unger aus den angeführten Sachverhalten, daß „durchaus kein Wechsel der klimatischen Einflüsse, nicht einmal ein solcher, wie er in unseren Tropengegenden stattfindet, vorhanden war, daß derselbe erst viel später, und zwar ganz unmerklich, eintrat, und endlich in der jüngsten Periode sich in der Art feststellte, wie er noch gegenwärtig in der wärmeren, gemäßigten und warmen Zone erscheint“.

Eine Reihe von Jahrzehnten hindurch wurde dann der Idee keine spezielle Aufmerksamkeit geschenkt. Nur Warring (1877) sucht die Unhaltbarkeit derselben nachzuweisen, während Seward (1892, p. 83) sie für zu schwach begründet hält. Ursprung (1900, p. 65) sagt, daß die Abhängigkeit der Jahresringbildung vom Klima wohl überschätzt worden ist, und Wright (1905, p. 477), daß man in dieser Frage nicht zu vorsichtig sein kann.

Es sind demnach Gothan's Arbeiten, durch welche die Frage von neuem aktuell geworden ist. Der genannte Forscher kam durch seine Zusammenstellungen und Auseinandersetzungen im großen ganzen zu demselben Resultat wie Unger und zieht hieraus die gleichen Schlußfolgerungen (Gothan 1904, p. 915).

In der Literatur aus der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts sind Angaben über das Vorhandensein von Jahresringen in paläozoischen Hölzern aus unseren Breiten nicht ungewöhnlich (vgl. Seward 1892, p. 85 ff.). Dieselben sind doch nach Gothan durchweg unzuverlässig. Keine Bedeutung darf ihnen beigemessen werden. Gothan selbst hat niemals unzweifelhafte Jahresringe aus paläozoischer Zeit gefunden, wohl aber falsche Zonenbildungen verschiedener Art (1905, p. 89; 1908 a, p. 222). Die für das bloße Auge deutlichen konzentrischen Zonen erweisen sich unter dem Mikroskop als optische Täuschungen, Infiltrationszonen, Färbungszonen, Druckzonen u. dgl. Als Färbungszonen ist er (1908 a, p. 221) auch geneigt, die von Schuster (1907, p. 3; Taf. 1, Fig. 1) für Jahresringe gehaltenen schwachen Zonen bei den von ihm beschriebenen Hölzern aus der Steinkohlenformation und dem Rotliegenden der Pfalz anzusehen.

Von der südlichen Hemisphäre kennt man auch zahlreiche Stämme von paläozoischem Alter. „Im allgemeinen oder wenigstens sehr häufig findet man wie bei uns die Tatsache, daß — wie die Funde in Brasilien und Südafrika (bis jetzt) lehren — eine Zuwachszonenbildung in keiner Weise erkennbar ist, daß also die Gewächse danach unter ganz ähnlichen klimatischen Bedingungen gewachsen sein müssen wie unsere heimischen Carbonegewächse“ (Gothan 1911, p. 9).

Es war jedoch schon früher Gothan's (l. c.) Ansicht, daß die fossile Flora der Gebiete mit permischer Vereisung noch von den Nachwehen des glazialen Klimas jener Gegenden beeinflusst gewesen sein könne. Und Shirley (1898) und Arber (1905, p. 192) haben auch an permo-karbonischen Stämmen aus Neusüdwaales und Halle (1911) an gleichaltrigen Holzresten von den Falklands-Inseln deutliche periodische Zuwachszonen bekannt gemacht.

Aus dem oberen Perm und der unteren Trias sind Holzreste selten und überdies meist in einem schlechten Erhaltungszustand. Erst in der oberen Trias werden versteinerte Hölzer wieder häufiger, und nun sind die Jahresringe vereinzelt scharf ausgebildet auf unseren Breiten, aber dies scheint zu den Ausnahmen zu gehören. Meistens sind sie schwach und mitunter gar nicht zu unterscheiden (Gothan 1908 a, p. 223). Ein untersuchtes triassisches Holz von Spitzbergen zeigt ebenso schwach abgegrenzte Jahresringe (Gothan 1910, p. 7).

„Klar liegen die Verhältnisse in der Jahrringfrage seit Beginn der Juraformation, aus der auch zahlreiche versteinerte Holzreste bekannt sind, namentlich aus dem Lias. Periodische Zuwachszonen sind hier in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle — soweit es sich um Material aus unseren und höheren Breiten handelt — deutlich ausgeprägt. Zwar ist der Absatz der einzelnen Zuwachszonen gegeneinander nicht so scharf wie heute und im Tertiär, aber er ist doch

immer deutlich und, was wesentlich ist, periodisch-regelmäßig“ (Gothan 1908 a, p. 224).

Zwei Jura-Stämme aus Britisch-Ostafrika von Mombassa lassen auch nicht die Spur eines Zuwachszonenabsatzes erkennen (l. c., p. 232).

Für die Entstehung einer zonalen Klimadifferenzierung im Jura sprechen auch andere Sachverhältnisse. Während nämlich die Fauna in den ältesten geologischen Formationen keinen Unterschied auf verschiedenen Breitengraden verspüren läßt, der auf das Vorhandensein von klimatischen Zonen hindeutet, kann man nach Neumayr (1883) vom Jura ab von solchen reden. So unterscheidet der genannte Forscher während der betreffenden Periode bekanntlich drei homoiozoische Gürtel, die ungefähr in ost-westlicher Richtung gehen.

Auch die Funde von Pflanzenresten zeigen, „daß im hohen Norden speziell zur Zeit der oberen Juraformation bestimmt ein kühleres, stärker periodisiertes Klima geherrscht haben muß als in südlicheren Breiten“ (Gothan 1908, p. 232).

Die Hölzer aus der untersten Kreide von König-Karls-Land und Spitzbergen zeigen sehr scharfe Jahresringe (Gothan 1907, 1910). Eine deutliche Jahresringbildung ist auch fast ausnahmslos für kretazische Holzreste von den Breitengraden Mitteleuropas kennzeichnend, obwohl sie nicht so intensiv ist wie im Tertiär. Im Gegensatz hierzu vermag man an tropischen Kreidehölzern nichts von periodischen Zuwachszonen zu erkennen (Gothan 1908 a, p. 234).

Sich hinsichtlich der älteren Angaben über das Vorhandensein von Jahresringen in paläozoischen Hölzern, deren Richtigkeit Gothan bezweifelt, zu äußern, ist natürlich äußerst mißlich. Dies gilt noch mehr von Schuster's Angaben. Merkwürdig wäre wohl indessen, wenn alle Forscher, von welchen mehrere erprobte Holzanatomen waren, sich geirrt haben sollten. Oft kann freilich eine künstliche Zonenbildung einem wirklichen Jahresring so vollkommen gleichen, daß man sehr zweifelhaft sein kann, aber nicht selten ist der Unterschied wesentlich, und dies mahnte sicherlich auch die in Rede stehenden Forscher zu großer Vorsicht.

Mit einer schwachen Jahresringbildung hat man es, wie mir scheint, bei dem von Fliche (1903, p. 131) beschriebenen permischen *Araucarioxylon valdajolense* aus den Vogesen zu tun ¹⁾.

Kürzlich, nachdem Gothan's Arbeiten erschienen waren, hat Zaleßky (1911) unzweifelhafte Jahresringe in einem permischen Stamm aus Kouznetsk bekannt gemacht.

¹⁾ Die meisten diesbezüglichen Angaben habe ich meinem verehrten Lehrer auf dem Gebiet der Paläobotanik, Herrn Professor Dr. A. G. Nathorst, zu verdanken.

Ältere Angaben dürfen demnach nicht ohne weiteres verworfen werden, da die Möglichkeit, daß es sich um Zuwachszonen handelt, augenscheinlich vorhanden ist. Doch steht natürlich fest, daß bei der großen Masse paläozoischer Bäume auf der nördlichen Hemisphäre Jahresringe fehlten. Auch in den wenigen Stämmen aus dem Oberkarbon und dem Perm des mittleren Europas, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, habe ich keine Zuwachszonen gefunden, dagegen aber meistens Färbungs- oder Infiltrationszonen. Jahresringlos sind auch eine Anzahl untersuchter permo-karbonischer Holzreste aus Paraná und Rio Grande Do Sul, Brasilien.

Andererseits sind nicht bei allen von Halle (1911) auf den Falklands-Inseln gesammelten permischen Hölzern Jahresringe zu finden.

Bei der Diskussion über die Jahresringfrage im Mesozoikum scheint mir Gothan zu wenig Gewicht auf die vorliegenden Angaben von schwacher Jahresringbildung oder Jahresringlosigkeit aus dieser Zeit auf unseren Breiten gelegt zu haben. Sie sind doch von sehr großer Bedeutung.

Lignier (1907, p. 249, 278, 290) hat aus dem oberen Oxfordien in der Normandie ein paar *Araucariten*hölzer mit sehr schwacher Jahresringbildung und aus dem Cenoman in demselben Departement ein *Araucariocaulon* mit wenig deutlichen Zuwachszonen beschrieben.

Bei einem *Araucarioxylon* aus der unteren Kreide, Haute-Marne, konnte Fliche (1900a, p. 18) keine Zonen mit bloßem Auge oder mit der Lupe unterscheiden. Unter dem Mikroskop waren solche „assez mal marquées, parfois subdivisées“. Bei einem von demselben Forscher (1900) untersuchten *Araucarioxylon* aus dem Senon auf Madagaskar fehlen Jahresringe gänzlich.

Ein mutmaßlich kretazisches *Paracetroxylon* aus Massachusetts zeigte Sinnott (1909, p. 171) schwach markierte Ringe. *Pityoxylon anomalum* aus der Kreide in New Jersey besitzt undeutliche Zuwachszonen (Holden 1913, p. 619). Gleichfalls undeutlich sind die Jahresringe bei *Dadoxylon zuffardii* aus der mittleren Kreide bei Tripolis (Negri 1914, p. 341).

Ein Stamm (nicht-Araucarit) aus dem Jura bei Whitby, England, zeigt mir keine Spur von Jahresringen. Ebenso wenig tun dies eine Anzahl Stämme aus dem mittleren Jura (vgl. Halle 1913, p. 12) bei Bahia Tekenika (55°–56° s. B.), Feuerland. Jahresringlos ist endlich ein Stamm aus dem Sandstein in der unteren Kreide (vgl. l. c., p. 46) bei Rio Fósiles, Lago San Martin, Patagonien.

Dagegen zeigen ein paar andere gleichaltrige Stämme aus Rio Fósiles deutliche bis scharfe Ringe und Holzreste aus den Schiefern in der untersten Kreide am Lago San Martin und aus der unteren Kreide bei Arroyo Calafate in demselben Distrikt scharfe Zuwachszonen.

Ein paar sicher jurassische Holzreste von Spitzbergen besitzen sehr scharfe Jahresringe.

Ein Stamm von Bjuf in Schonen (Rät-Lias) zeigt sehr schmale Ringe mit nur einer Schicht nicht nennenswert verdickter, nur abgeplatteter Engholzelemente.

Hier ist demnach gezeigt, teils daß Jahresringe nicht ganz fehlten auf der nördlichen Hemisphäre während des Paläozoikums, teils daß solche sogar auf recht hohen Breiten nicht selten schwach oder gar nicht zu unterscheiden waren in mesozoischer Zeit.

Die Grundbedingung für eine beständige Gleichförmigkeit des Klimas ist ja die senkrechte Lage der Erdachse zur Ebene der Erdbahn, unter welchem Verhältnis die Bestrahlung der Sonne an den einzelnen Punkten beständig dieselbe ist. Dann bedeutet natürlich eine Vereisung eines Teiles der Erdoberfläche nur eine Temperatursenkung (oder eine sehr hohe Lage über dem Meeresspiegel), und die Ansicht, daß das Klima im Paläozoikum unperiodisch war außer in den vereisten Gebieten auf der südlichen Hemisphäre während und zunächst nach der permischen Vereisung, muß demnach unrichtig sein. Dagegen konnte natürlich die Ausprägung der klimatischen Periodisierung bedeutend ungleich sein. Doch scheint auch die nördliche Halbkugel gegen Ende des Perms ein merklich periodisches Klima mit warmen Sommern und kalten Wintern besessen zu haben, in erster Linie nach der regelmäßigen Wechsellagerung von Anhydrit und Steinsalz in einem der unteren Salzlager bei Staßfurt zu urteilen (Görgey 1911, Arrhenius & Lachmann 1912).

Schon diese Sachverhalte machen, wie mir scheint, Unger's und Gothan's Idee recht hypothetisch. Und aus der vorstehenden Zusammenstellung über die Ausbildung der Jahresringe bei rezenten Holzpflanzen dürfte völlig deutlich werden, daß dieselbe jeglichen realen Grundes entbehrt.

Die Idee ist hauptsächlich auf folgenden Annahmen begründet:

1. Rezente Holzpflanzen haben keine oder sehr schwach ausgebildete Jahresringe in relativ gleichförmigen Klimaten (die Tropen), aber deutliche solche in ausgeprägt periodischen Klimaten.

2. Alle Arten fossiler Holzpflanzen mit normalem sekundären Dickenwachstum (wie bei der Hauptmasse rezenter Nadel- und Laubbäume) setzten Zuwachszonen ab in einem periodischen, aber nicht in einem (vollkommen) gleichmäßigen Klima.

3. Die Schärfe der Jahresringe erfährt durchweg eine direkte Steigerung mit derjenigen der Klimaperiodizität; verschiedene Arten setzen Jahresringe von im großen ganzen gleicher Schärfe unter denselben klimatischen Verhältnissen ab.

Nichts von diesem ist stichhaltig (vgl. besonders p. 293, 307, 317, 351, 362).

Aber, fragt man sich, wie ist die nahezu durchgängige Jahresringlosigkeit im Paläozoikum zu verstehen? Wie das Auftreten der ersten deutlichen Jahresringe im Gondwana-Land? Wie die mehr allgemein scharfe Ringbildung im Jura? Und das Abnehmen an Deutlichkeit auf den Äquator zu u. a. mehr? Diese und andere Fragen werde ich zu beantworten versuchen, so gut es zurzeit tunlich ist.

Das Sachverhältnis, daß die Holzpflanzen mit normalem sekundären Dickenwachstum aus der Steinkohlenformation und dem frühesten Perm: die Pteridospermen, Kalamiten, Lepidophyten, Cordaiten, die den als *Walchia* bekannten Zweigen entsprechenden Stämme und wie sie immer heißen mögen, durchweg periodische Zuwachszonen zu entbehren scheinen, ist — so hat man sich die Sache zu denken — einer Unfähigkeit der Bäume unter den Verhältnissen, unter welchen sie lebten, solche auszubilden, zuzuschreiben.

Es ist wohl anzunehmen, daß die Pflanzen damals wie jetzt sich spezifisch verschieden verhielten in bezug auf die periodischen Erscheinungen. Heutzutage gestaltet sich die Sache ja so, daß derselbe Prozeß, der bei der einen Art zustande kommt oder deutlich periodisch wird bei einer kaum nennenswerten Klimaperiodizität, bei einer anderen Art erst bei einem scharfen Gegensatz zwischen Winter und Sommer oder Regen- und Trockenzeit, oder aber unter keinen Umständen zum Ausdruck kommt.

Mit vorstehender Äußerung ist demnach nichts gesagt in bezug auf das Klima. Dieses hätte an und für sich ebensowohl eine scharf ausgeprägte Periodizität gehabt haben wie vollkommen gleichmäßig gewesen sein können. Aus dem Fehlen der Zuwachszonen kann man in keiner Weise auf ein ununterbrochenes Wachstum und ein gleichförmiges Klima schließen.

Von diesem Standpunkt¹⁾ aus gesehen bedeutet demnach ferner ein eventuelles Vorhandensein von Jahresringen in Stämmen aus den genannten Zeiten, daß die spezifische (oder individuelle) Reizungsschwelle für Zonenbildung erreicht war, während das Nichtvorhandensein von solchen, wie eben erwähnt, zeigt, daß dies nicht der Fall war.

Daß deutliche Jahresringe am frühesten im Gondwana-Land ausgebildet wurden, war wohl kein Zufall, sondern rührte sicherlich von

¹⁾ Hierdurch findet auch die Jahresringlosigkeit zweier Araucaritenstämme von Spitzbergen (Gothan 1910, p. 5, 7), von welchen der eine, der doch nicht in situ gefunden wurde, von oberkarbonischem, der andere von triassischem Alter ist, ihre natürliche Erklärung. Mit derselben, oder ungefähr derselben Lage der Pole wie jetzt muß nämlich, wie Halle (1911, p. 204) bemerkt, die einige Monate lange Polarnacht, auch unter der Annahme einer hohen Temperatur, zweifelsohne eine relativ tiefe Ruhe im Pflanzenleben bedingt haben.

der hier im Zusammenhang mit der Vereisung herrschenden niedrigeren Mitteltemperatur her, durch welche die Ruheperiode der Pflanzen mehr ausgeprägt wurde. Ein beitragender Faktor kann natürlich in dem Vorkommen von Holzpflanzen mit einer niedrigeren Reizungsschwelle für Jahresringbildung gelegen haben.

Mit dem Jura kommt ja die zonale Klimadifferenzierung in verschiedener Weise deutlich zum Ausdruck in der Pflanzen- und Tierwelt.

Als erste Ursache der nun auftretenden scharfen Jahresringbildung ist es vielleicht weniger natürlich, die anscheinend stärkere Klimaperiodizität direkt anzusehen, als vielmehr das Auftreten verschiedener neuen Koniferen mit größerer Neigung zu Jahresringbildung wie z. B. die Abietineen u. a. m.

Die von Gothan (1908a, p. 226; 1910, p. 46) hervorgehobene zonale Verbreitung der Nadelbäume um die Mitte des Mesozoikums, mit ausschließlich Abietineen unter den höchsten Breitengraden (Spitzbergen und König-Karls-Land) und mit einem größeren oder kleineren Prozent Araucarieen aus unseren und den unsrigen nahen Breiten, scheint ja eine deutliche Sprache in bezug auf die Klimaverhältnisse zu sprechen. Dagegen kann die Ausbildung der Jahresringe nur mit allergrößter Vorsicht als klimatischer Indikator angewendet werden, denn, während die Abietineen unter rezenten Nadelbäumen ziemlich durchweg die schärfsten Jahresringe besitzen, zeigen die Araucarieen die schwächsten, weshalb ein Vergleich undenkbar ist.

Die Jahresringe der rezenten Nadelbäume erfahren freilich nicht generell eine Vermehrung der Deutlichkeit mit einer Steigerung der Klimaperiodizität, aber wie bemerkt (p. 317) sind sie innerhalb der Wendekreise öfter schwach ausgebildet als außerhalb derselben. Und die Jahresringlosigkeit mesozoischer Stämme aus den Tropen beruht möglicherweise auf der Gleichförmigkeit des Klimas. Daß die Ringe bei jeder einzelnen rezenten Art bis zu einem gewissen Grade deutlicher werden mit einer gesteigerten Differenz zwischen den Jahreszeiten ist hier ohne eigentliche Bedeutung unter klimatologischem Gesichtspunkt, solange man nicht einen botanischen Artenunterschied zwischen Hölzern machen kann. Denkbar ist wohl vielleicht, daß man die Jahresringausbildung bei verschiedenen, nahestehenden Arten würde vergleichen können, aber hier ist stets Gefahr vorhanden, einen Irrtum zu begehen.

Demnach ist die Bedeutung des Jahresringes für die Beurteilung des Klimas vergangener geologischer Zeiten von sehr untergeordneter Art.

Kapitel 10.

Der Jahresring als klimatischer Maßstab in historischer Zeit.

Der Gedanke, daß man in der Variation der Jahresringbreite von einem Jahr zum andern einen Maßstab für die klimatischen Unterschiede zwischen den einzelnen Jahren, in dem Maße, als sie mitbestimmend auf das Dickenwachstum der Bäume einwirken, besitzt, ist alt. Schon bei Bravais & Martins (1842, p. 28) ist derselbe ausgesprochen, obwohl diese ihm in ihrer Eigenschaft als kritische Forscher verwerfen. Die ersten diesbezüglichen Untersuchungen stammen demnach von Keuchler (1893), der im Jahre 1859 in Texas Ringmessungen an drei Eichen vornahm, um aus der variierenden Breite der Ringe einen Rückschluß auf die Feuchtigkeitsverhältnisse der einzelnen Jahre zu ziehen. Nach seiner Meinung sollte nämlich die Ringbreite in direkter Relation zu dem verfügbaren Wasser, zu den Niederschlägen, stehen. Die für die Zeitperiode 1725—1858 gewonnenen Resultate betreffs der Niederschlagsmenge — Keuchler berechnet 60 sehr nasse Jahre — stimmen doch, bemerkt Harrington (1893), gar nicht mit den direkten meteorologischen Beobachtungen während der Jahre 1841—1890.

Einige zehn Jahre später legte Pokorny (1869) eine Methode dar, um den meteorologischen Koeffizienten des jährlichen Holzzuwachses zu ermitteln, nach welcher man nach der Bestimmung des mittleren Zuwachses von 10 zu 10 Jahren durch Interpolation den Wert für die einzelnen Jahresringe berechnet. „Vergleicht man nun die so berechneten Werte mit den wirklich vorhandenen, so ergeben sich kleine Abweichungen, welche man nur den wechselnden Witterungsverhältnissen der einzelnen Jahre zuschreiben kann.“ Einige Fehlerquellen, die in einer Änderung der Exposition, Nahrungszufuhr, Belaubung usw. liegen, müssen doch, bemerkt Pokorny, forteliminiert werden.

Teils aus Umfangsmessungen 1- und 2jähriger Pflanzen von verschiedenen Laubbäumen, teils aus Messungen der Ringbreite einer Anzahl Bäume meint Bogue (1905) eine allgemeine direkte Relation zwischen Niederschlag und Dickenwachstum gefunden zu haben. Daß die Dickenzunahme am lebhaftesten im Mai—Juli ist, rührt selbstredend nicht von den dann reichlicheren Niederschlägen her. Freilich hemmte eine extreme Trockenheit im Juni und Juli 1901 in hohem Grade den Zuwachs, und freilich zeigt die Ringbreite im großen gesehen eine recht hübsche Übereinstimmung mit den Niederschlägen, aber von den mitgeteilten Daten scheinen mir allzu viele gegen Bogue's Schlußfolgerung zu sprechen, als daß diese völlig berechtigt sein sollte.

Im Jahre 1901 nahm Douglass (1909, 1914) in Arizona eine Serie präliminärer Jahresringmessungen an *Pinus ponderosa* („yellow pine“) vor, welche den Anfang einer von ihm und Huntington (1914) inganggesetzten großartigen und vielversprechenden Untersuchung bezeichnen. Nachdem die vermutete Relation zwischen Niederschlag und Ringbreite für mehrere Bäume in den ariden Gegenden im westlichen Nordamerika bestätigt gefunden war, und nachdem Korrektionsmethoden für einige Fehlerquellen ausgearbeitet waren, fand nämlich Huntington in dem kalifornischen Riesenbaume (*Sequoia gigantea*) einen klimatischen Maßstab, der mehr als 3000 Jahre in der Zeit zurückreicht.

Nach der in „The Climatic Factor . . .“ von Douglass und Huntington (1914, p. 123) ausführlich beschriebenen Untersuchungsmethode wurden die Ringmessungen an Stümpfen längs einem Mittelradius oder längs dem besten Radius vorgenommen. Bei älteren Bäumen wurden je 10 und 10 Ringe, bei jüngeren jeder einzelne Jahresring gemessen (l. c., p. 103, 123). Die so erhaltenen Ringbreitenkurven bringen doch nicht unmittelbar die Klimavariationen zum Ausdruck. Sie müssen unter verschiedenen Gesichtspunkten korrigiert werden, und verschiedene Zufälligkeiten müssen berücksichtigt werden. — Sehr langsam wachsende Bäume sind weniger geeignet (l. c., p. 106, 109).

„The annual rate of growth of trees is“, sagt Huntington (1914, p. 123), „subject to variation for four chief reasons. In the first place, trees grow at very different rates according to their age, young trees usually growing rapidly and old trees slowly. In the second place, trees destined to have a long life usually make haste slowly, being outstripped at first by their neighbours, which are to die much sooner. These two types of variation can be calculated with mathematical precision, and by the use of the proper formulae corrective factors can be obtained by means of which errors due to them can be largely eliminated. The third reason for variation in the annual rate of growth of trees is the occurrence of non-climatic accidents such as shading in youth, the breaking of branches, the slipping of the soil, the ravages of insects, or the devastation wrought by fire. At first sight these appear to be of almost preponderating importance, but as a matter of fact they play by no means so great a rôle as would be expected, for, as Professor Douglass has shown, two or three trees, or even a single tree, under exceptionally favorable conditions, gives a fairly accurate climatic record but little disturbed by accidents. Finally, the fourth reason for variation is the changing conditions of weather and climate which prevail from year to year. It is these which we wish to determine, and this can be done only by eliminating variations due to the other three causes.“

„The elimination of the effect of non-climatic accidents upon the rate of growth of trees is accomplished largely by the process of averaging. If a sufficient number of trees is used, and if the trees are distributed over a wide and varied area, purely individual accidents will disappear by the law of averages.“

„The elimination of the differences in rate of growth due to the fact that young trees grow more rapidly than older ones is easily made.“

„Manifestly allowance must be made for this varying rate of growth. I have called this allowance the ‘corrective factor for age’. The method of obtaining it is

illustrated in the accompanying diagram, figure 26. Let the horizontal line represent the course of time as indicated in years by the figures 10, 20, 30, 40, etc. Let the vertical distance indicate the average thickness of the ring of wood added each year. Suppose that we have averaged up the rate of growth of all these trees during the first year of their lives and find that it amounts to one-tenth of an inch. In the same way we find that the growth during the tenth year amounts to 0,15 of an inch; during the twentieth year 0,175; during the thirtieth, 0,19; and the fortieth 0,20. After the fortieth year the rate of growth begins to diminish until at the one-hundredth year it has fallen to a figure no larger than that of the first, while at the two-hundredth it has fallen still lower, to 0,05 of an inch. Manifestly it is an easy matter to plot a curve from these figures. The curve will rise rapidly at first, as appears in figure 26, and then will fall more and more slowly. Such a curve, when plotted, will not be perfectly regular, but will be somewhat wavy, as shown in the dotted line, because accidental circumstances, such as shading in youth, or periods of exceptional warmth and moisture and the like, will have caused a very slow or very rapid growth in certain trees at certain times. Nevertheless the variations from a mathematically perfect curve are slight, partly because the number

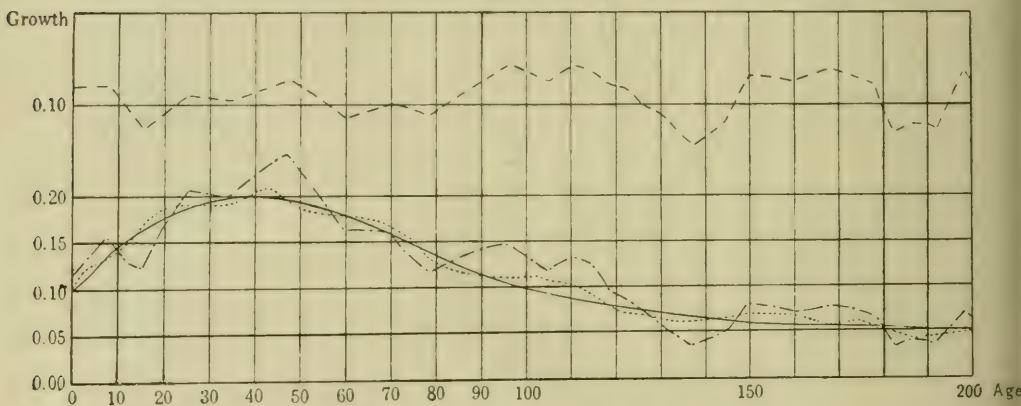


Fig. 26. Ideal Curves illustrating Correction for Age.

of trees is large enough so that the averages are little affected by accidents to individuals, and partly because of the fact that the first year of one tree may fall 150 years before the first of another, and the rest may be distributed anywhere between these two. Thus the average of any year, whether it be the first, the tenth, or the hundredth, does not represent the climatic conditions of a single year, but of 100 years selected at random. Thus not only the effect of accidents, but also that of climate, is largely eliminated. If we had an infinite number of trees of all ages, even the slight irregularities which now exist would be eliminated and we should obtain a smooth curve like the solid line of figure 26. This would represent the relative rate at which trees of a given species would grow during different parts of their life in the particular locality under consideration, provided that the conditions of sunlight, rainfall, temperature, and soil, as well as the relation of the plant to other vegetation and to accidents, were of the average type and remained constant during the life of the tree.

„If the curve of growth of an individual tree — the dot-and-dash line, for example, in figure 26 — be compared with the ideal smoothed curve, the first feature which strikes the attention is the marked idiosyncrasies, the repeated and irregular ups and downs. So far as these are due to accidents they will be eliminated by

averaging, but the majority are due to climatic variations and form the essential object of our investigations. Our purpose is to discover how far a given irregularity in one part of the curve represents climatic conditions like those giving rise to a similar irregularity in another part. A glance at the main features of the curve for an individual tree shows that in its general course from youth to old age it corresponds to the ideal smoothed curve. It is also evident that in the portions of the curve where the tree is growing at the average rate of 0,20 inch per year, an increase of 0,10 inch above the average rate of growth means no more than does an increase of 0,05 where the average rate of growth is 0,10. In both cases the increase amounts to 50 per cent, and it is incumbent upon us to apply a corrective factor in such a way as to cause the two to be reckoned as of the same value. Mathematically this means merely that we must reduce the *smoothed* curve, that is, the solid line of figure 26, to a straight line lying in a horizontal position. This can readily be done by selecting some point as representing the standard of normal growth and then multiplying the value of every other point on the line by a number which will raise or lower the given value to an equality with the value of the point selected as the standard. Manifestly, if all the points on a line have the same value — that is, if they are all at an equal distance from the horizontal base line — the line in question will be straight. Thus the process under discussion reduces the smoothed curve of growth to a straight line. It does not, however, eliminate the irregular idiosyncrasies of the curve of an individual tree, although it changes their relative importance. In the example under consideration the average growth during the first year is 0,10. Let us take this as the standard or normal growth. During the fortieth year the growth is 0,20, or twice as much; to reduce 20 to 10 means simply dividing by 2. Similarly during the two-hundredth year the growth amounts to 0,05; to reduce 0,05 to 0,10 means multiplying by two. In other words, the corrective factor for age during the fortieth year is one-half, or 0,50, while that during the two-hundredth is 2. Having this corrective factor for each year of the tree's life we must apply it to the curves of individual trees. In this way the dot-and-dash line shown in the diagram is reduced to the form shown by the dash line above it. The sinuosities occur at the same time as before, but are less marked than previously during the early years of the tree's growth and more marked during old age, when the tree was growing so slowly that the original curve became very flat. In this final curve the difference in rate of growth between old trees and young has no effect. The variations that remain are due either to accidents, to climate, or to another factor which we shall now consider.

„In the original investigation whose results are here being set forth, a puzzling feature appeared when the correction for age was applied to the first three or four species. In the earlier portion of each curve — that is, in the part where only the oldest trees could be used — there was a systematic lowering of position. This appeared to indicate markedly drier conditions in the past than in the present, but the apparent difference was greater than could possibly have existed, and it occurred at different times in different trees, being dependent apparently on the age of that special species. Moreover, it occurred at times when other lines of evidence seem to point to exactly the opposite state of affairs. In attempting to ascertain the cause of this, it was soon discovered that, other things being equal, trees which are destined to live to a ripe old age grow in their youth more slowly than do those of the same species and in the same locality which are destined to die young or to live only until maturity.“

„Evidently a 'correction for longevity' is as necessary as one for age . . . The process is clearly the same as that of obtaining the corrective factor for age — that is, it consists in multiplying the value of each point of a smoothed ideal curve by a corrective factor which reduces the curve to a straight, horizontal line.“

Blicken wir nun auf das hier Angeführte zurück. Die obere Kurve in der Figur bezeichnet deutlich die relative Abweichung der Ringbreite bei einem Individuum während der einzelnen Lebensjahre von der Normalringbreitenkurve der Art, die zu einer geraden Linie reduziert ist. Das Beispiel bezeichnet ja einen Idealfall, da die allgemeine Normalkurve nahezu Normalkurve für das Individuum bildet. Klar ist indessen, daß eine Individuenkurve, beispielsweise während der ersten 100 Jahre, ganz oberhalb, eine andere ganz unterhalb der allgemeinen Normalkurve fallen kann. Bei der Reduzierung der Normalkurve zu einer geraden Linie werden dann die Abweichungen von derselben im ersteren Fall vergrößert, im letzteren Fall verkleinert in Proportion zur Größe der Abweichungen. Nach den 100 Jahren muß in dem angeführten Beispiel die obere Individuenkurve unter die Normalkurve sinken, die untere oberhalb derselben fallen, demzufolge bei der Reduzierung umgekehrt die Abweichungen der letzteren Individuenkurve vergrößert werden. Hieraus geht hervor, daß die einzelnen Teile der für „age“, oder, wie ich sagen möchte, für „Wachstumsverlauf“, korrigierten Individuenkurve durchaus nicht vergleichbar sind, falls die ursprüngliche Individuenkurve allzu sehr von der berechneten Normalkurve abweicht. Diese letztere muß demnach an relativ gleichartigen Bäumen entworfen werden, an Bäumen von gleicher Altersbeschaffenheit, Lebensverhältnissen und Aussehen, mit anderen Worten an den einzelnen zu unterscheidenden Gruppen oder Rassen.

Wie aus dem Zitat hervorgeht, suchte Huntington, nachdem er eine Normalkurve an den vielleicht durch einen wesentlich verschiedenen Wachstumsverlauf ausgezeichneten Bäumen, die zu einer Art gehören, konstruiert hatte, eine Korrektion für den genannten Sachverhalt, für, wie er es nennt, „longevity“, einzuführen. Doch scheint mir, als wenn die Kurve durch die wiederholten Reduzierungen nicht so unwesentlich ihre Beschaffenheit verändern könnte, weshalb die Zweckmäßigkeit der Methode Huntington's dürfte in Zweifel gezogen werden können. Sowohl einfacher als sicherer dürfte es sein, wie soeben vorgeschlagen, die einzelnen Individuengruppen oder Rassen für sich zu behandeln, wobei man der Korrektion für „longevity“ überhoben ist.

Dagegen muß eine andere Korrektion eingeführt werden. — Betrachtet man die obere Kurve in der Figur, so fällt die unbedeutende Abweichung von der reduzierten Normalkurve (der geraden Linie) während der Jugend des Baumes und die große Fluktuation bei höherem Alter unmittelbar in die Augen. Dieser Sachverhalt beruht offenbar auf dem den Botanikern wohlbekannten Verhältnis, daß junge, kräftige Bäume weit weniger durch die äußeren Verhältnisse beeinflusst werden als ältere, schwächere Individuen. Die Bäume be-

sitzen eine gewisse innere Energie, mit welcher die Größe des Zuwachses steigt und fällt, und die Einwirkung der äußeren Verhältnisse auf das normale Wachstum dürfte im umgekehrten Verhältnis zur genannten inneren Energie stehen.

Die in Rede stehende Korrektur, die ich Korrektur für „innere Energie“ nennen möchte, wird gleichzeitig mit der für Wachstumsverlauf, bei der Reduktion der Normalkurve zu einer geraden Linie, eingeführt. Wie dieses letztere vor sich geht, ist aus dem Zitat ersichtlich. Es liegt auf der Hand, daß der Korrekturfaktor für die innere Energie derselbe ist wie der für Wachstumsverlauf, obgleich mit entgegengesetztem Zeichen. Die beiden Faktoren heben sich demnach gegenseitig auf, weshalb man in der Praxis einfach von einer horizontalen Linie, als die reduzierte Normalkurve angesehen, die bei der Individuenkurve vorhandenen Abweichungen von der berechneten Normalkurve direkt abzusetzen hat.

Die einzelnen Teile der schließlichen Kurve sind völlig gleichwertig. Die gleichen Abweichungen von der reduzierten Normalkurve dürfen gleichwertige Ursachen gehabt haben.

Es wurde bereits hervorgehoben, daß die Jahresringbreite nur dann ein Maß für den Niederschlag bildet, wenn die Standortverhältnisse derart sind, daß die Bäume leicht von Trockenheit leiden, und wenn der Niederschlag nicht mit allzu starkem Temperaturfall verbunden ist. Indessen scheint eine ausgeprägte Dürre in der großen Mehrzahl Fälle das Dickenwachstum in wesentlichem Grade herabzusetzen, während reichlicher Niederschlag dasselbe befördert (Henry 1894; Mer 1895; Schwarz 1899, p. 130; Cieslar 1907; vgl. auch oben). Da die wichtigsten Faktoren für einen starken Zuwachs Wärme und reichliche Nahrung sind, wird bei reichlich zugänglichem Grundwasser das Dickenwachstum stark gefördert in einem sehr heißen Jahr, selbst wenn dasselbe sehr trocken ist. Der in Schweden sehr heiße und trockene Sommer 1901 beförderte so nach Hesselman (1904) in hohem Grade das Dickenwachstum bei der Kiefer außer in Gegenden, wo die Dürre sich besonders fühlbar machte. Die Breite des Jahresringes erreichte bei manchen Bäumen in diesem Jahr das Maximum, während sie im Jahre 1902, das im Gegenteil naß und kalt war, sich dem Minimum für die Periode 1895 bis 1904 näherte.

In einem Sommer mit reichlichem Niederschlag dürften es in erster Linie die Standort- und Temperaturverhältnisse sein, die die Größe der Dickenzunahme bestimmen. Eine allzu starke Durchtränkung des Bodens und eine allzu anhaltende Bewölktheit dürften doch in vielen Fällen recht wesentlich hemmend wirken. Naßkalte Jahre drücken, sagen R. Hartig (1891, p. 264) und Mer (1895,

p. 202), den Zuwachs oft erheblich herab. — Ein starker, fünf Wochen andauernder Regen im Juni und Anfang Juli 1890 fiel nach D. Christison (1891) mit einer großen Abnahme des Dickenwachstums zusammen, obgleich die Temperatur nicht fiel. Im großen ganzen hatte doch der auffällig regnerische und neblige Sommer keine schädliche Einwirkung auf den Zuwachs. Im Gegenteil zeigen Messungen, daß die Dickenzunahme größer als in einem der sechs vorhergehenden Jahre war.

Außer der Ausgeprägtheit und Dauer der Regen- oder Trockenperioden ist natürlich der Zeitpunkt derselben von ausschlaggebender Bedeutung.

Nach Schwarz (1899, p. 106, 112) muß man gleichwohl mit den Temperaturverhältnissen vor der Vegetationsperiode rechnen, ja, er schreibt denen im Januar—März sogar größere Bedeutung zu als denen im April—August. Dagegen meint er (l. c., p. 129), daß die Niederschlagsmenge in den Monaten, welche dem Wachstum vorausgehen, für dieses ohne Bedeutung sind; die im Mai—Juli geben den Ausschlag. Doch folgen die Wachstumskurven dem Gang der Temperatur weit mehr, als dies für den Einfluß der Regenmenge erkennbar ist (l. c., p. 131)¹⁾.

In ariden Gegenden mit reichlichem Schneefall, wie Arizona, ist dagegen, wie Douglass (1914, p. 110) hervorhebt, der während des Winters angehäuften Schneevorrat von großer Bedeutung für den Zuwachs. Das gleiche ist der Fall mit den Niederschlägen im Februar bis April für *Sequoia*, die innerhalb eines Gebietes mit großem Gesamtniederschlag aber mit Mangel an Sommerregen angetroffen wird (Huntington 1914, p. 141, 157, 164). Huntington (1914, p. 166) fand für den genannten Baum, daß das lebhafteste Dickenwachstum auf 4 oder 5 Jahre von zunehmendem, das langsamste auf gleichviele Jahre von abnehmendem Niederschlag folgt, daß demnach die Größe des Zuwachses von dem Niederschlag einer Anzahl vergangener Jahre, nicht von demjenigen des laufenden Jahres allein, abhängig ist.

Wie es immer der Fall zu sein scheint bei einer Änderung der Ringbreite, so wird dieselbe, auch wenn die Ursachen der Variation in klimatischen Verhältnissen liegen, mehr in den unteren als in den mittleren und oberen Teilen des Stammes beeinflußt (Mer 1895, p. 254).

Neben der Breite erleidet natürlich der anatomische Bau des Jahresringes häufig eine Veränderung, und Cieslar (1907) gibt an, daß nach Dürre im Juli und August eine Verminderung der Breite des Engholzes eintrat.

¹⁾ Aus von Douglass (1914, p. 121) in Eberswalde bei Berlin vorgenommenen Ringmessungen an der Kiefer wie aus Witterungsangaben von den letzten Jahrzehnten in Deutschland hat Huntington (1914a, p. 495) die für den betreffenden Baum günstigsten Witterungsverhältnisse berechnet und ist interessanterweise nahezu Punkt für Punkt zu denselben Resultaten wie Schwarz gekommen.

Schließlich sei noch auf ein paar Faktoren aufmerksam gemacht, welche störend auf das Wachstum einwirken können, und welche demnach mit in Rechnung zu ziehen sind, bevor man klimatologische Schlußfolgerungen aus der Ringkurve zieht, nämlich Lichtstellung und reichliche Samenproduktion. Die Einwirkung derselben auf das Dickenwachstum wurde bereits besprochen (siehe p. 323 ff.). Vor allem ist es wichtig, daß die Samenproduktion berücksichtigt wird, da sie periodisch ist und zuweilen, wie beispielsweise bei der Kiefer, alle 5 bis 6 Jahre wiederkehrt, demnach doppelt so oft wie die Sonnenfleckenmaxima, deren Zyklus bekanntlich 11 Jahre umfaßt (vgl. Douglass 1914, p. 119).

Nicht angeführte Literatur: R. & D. Christison 1883, p. 65. Friedrich 1897. Jaccard 1913. Lovén 1891, p. 20. Penhallow 1907, p. 27. Reuss 1893. Stewart 1913.

Literatur.

Ein * bezeichnet, daß ich die betreffende Arbeit weder im Original noch in einem Referat gesehen habe.

- Abromeit, J.*, 1884, Über die Anatomie des Eichenholzes. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 15, p. 209.
- Agardh, J. G.*, 1870, Om den spetsbergiska drifvedens ursprung. *Öfv. K. Svenska Vet. Akad. Handl.*, No. 2, p. 97.
- Amilon, J. A.*, 1910, Om tiden för diametertillväxtens början hos barrträden och orsakerna härtill. Stockholm, Skogsvårdsför. Tidskr., H. 2—3, p. 41.
- Andersson, G.*, 1905, Om björkens tjocklekstillväxt i Jämtlands fjälltrakter. *Ibidem*, H. 11.
- Anonymus*, 1844, Kurze Notiz über Baobab. *Bot. Ztg.*, p. 367.
- , 1893, Zur Frage der Jahrringbildung. *Forstwiss. Zentralbl.*, Bd. 15, p. 273.
- Antevs, E.*, 1916, Zur Kenntnis der jährlichen Wandlungen der stickstofffreien Reservestoffe der Holzpflanzen. *K. Svenska Vet. Akad. Arkiv f. Bot.*, Bd. 14, No. 16.
- Arber, E. A. N.*, 1905, The Glossopteris Flora. *Catalogue Brit. Mus. Nat. Hist.*
- Arrhenius, S. & R. Lachmann*, 1912, Die physikalisch-chemischen Bedingungen bei der Bildung der Salzlagertstätten. *Geol. Rundschau*, Bd. 3, p. 129.
- Bargagli-Petrucchi, G.*, 1903, Sulla struttura dei legnami raccolti in Borneo del Dott. O. Beccari. *Malphigia*, Vol. 17, p. 280.
- Bary, A. de*, 1877, Vergleichende Anatomie. Leipzig.
- Bergen, J. Y.*, 1904, Relative Transpiration of Old and New Leaves of the Myrtus Type. *Bot. Gaz.*, Vol. 38, p. 446.
- Bertog, H.*, 1895, Untersuchungen über den Wuchs und das Holz der Weißtanne und Fichte. Inaug.-Diss. München.
- Blomkvist, A. G.*, 1881, Finlands trädslag i forstligt hänseende. 1. Tallen. *Finska Forstför. Meddel.*, Bd. 3, p. 5.
- , 1883, Idem. 2. Granen. *Ibidem*, Bd. 3, H. 2.
- , 1897, Undersökningar af tjocklekstillväxten hos timmerträd af tall och gran i olika delar af Finland. Helsingfors.

- Boehm, J.*, 1879, Über die Funktion der vegetabilischen Gefäße. Bot. Ztg., pp. 225, 241.
- Bogue, E. E.*, 1905, Annual Rings of Tree Growth. Monthly Weather Review, Washington, Vol. 38, No. 6, p. 250—51. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 103, p. 51.
- Bravais, A. & Ch. Martins*, 1842, Recherches sur la croissance du Pin sylvestre dans le Nord de l'Europe. Mém. de l'Acad. Roy. de Bruxelles, tome 15.
- Brock, C.*, 1908, Einiges über Jahrringbildung und Holzqualität, insbesondere bei der Fichte. Österr. Forst- u. Jagdztg., p. 423.
- Brown, H. P.*, 1912, Growth Studies in Forest Trees. 1. *Pinus rigida* Mill. Bot. Gaz., Vol. 54, p. 386.
- , 1915, Idem. 2. *Pinus Strobus* L. Ibidem, Vol. 59, p. 197.
- Buckhout, W. A.*, 1907, The Formation of the Annual Ring of Wood in the European Larch and the White Pine. Forestry Quart., Vol. 5, p. 259—267.
- Burgerstein, A.*, 1893, Vergleichende anatomische Untersuchungen des Fichten- und Lärchenholzes. Denkschr. math.-naturw. Kl. Akad. Wien, Bd. 60, p. 395.
- , 1904, Die Transpiration der Pflanzen. Jena.
- **Burn-Murdoch, A. M.*, 1902, Notes on Annual Rings in Timber. Agric. Bull. Malay States, Vol. 1, p. 181—184.
- Büsgen, M.*, 1897, Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena.
- , 1898, Referat über A. Wieler's Arbeit: Über die Periodizität im Dickenwachstum des Holzkörpers der Bäume. Bot. Ztg., Abt. 2, p. 260.
- , 1901, Einiges über Gestalt und Wachstumsweise der Baumwurzeln. Allg. Forst- u. Jagdztg., Bd. 77, p. 273—278; Bd. 78, p. 305—309. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 89, p. 185.
- **Böhmerle, K.*, 1882, Über charakteristische Jahresringe. Österr. Monatsschr. f. Forstwes., Bd. 32, p. 524.
- Candolle, M. A. de*, 1832, Physiologie végétale, p. 974—984. Paris.
- Christison, D.*, 1883, siehe R. & D. Christison.
- , 1891, The Weekly Rate of Girth-Increase in certain Trees, and its Relation to the Growth of the Leaves and Twigs. Transact. Proc. Bot. Soc. Edinburgh, Vol. 19, p. 101—120.
- , 1893, Observations on the Increase in Girth of Young Trees in the Royal Botanic Garden, Edinburgh, for five Years ending 1891. Ibidem, Vol. 19, p. 261—333.
- , 1893a, The Size, Age, and Rate of Girth-Increase attained by Trees of the Chief Species in Britain, particularly in Scotland. Ibidem, Vol. 19, p. 455—535.
- , 1893b, The Effects of Transplantation on Girth-Increase of Trees. Ibidem, Vol. 19, p. 341—346.
- Christison, R.*, 1878, On the Exact Measurement of Trees, and its Applications. Ibidem, Vol. 13, p. 217.
- Christison, R. & D.*, 1883, Observations on the Annual and Monthly Growth of Wood in Deciduous and Evergreen Trees. Transact. R. Soc. Edinburgh, Vol. 32, p. 45—66.
- Cieslar, A.*, 1896, Das Rotholz der Fichte. Zentralbl. f. ges. Forstwes., Wien. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 24, p. 74.
- , 1900, Über den Einfluß verschiedenartiger Entnadelung auf Größe und Form des Zuwachses der Schwarzföhre. Ibidem, H. 8—9. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 28, Abt. 2, p. 279.
- , 1907, Einige Beziehungen zwischen Holzzuwachs und Witterung. Ibidem, Bd. 33, p. 233—246, 289—311.
- Conwentz, H.*, 1890, Monographie der baltischen Bernsteinbäume. Danzig.
- Conrad, E.*, 1910, Beiträge zur Morphologie und Anatomie von *Agathis* (*Dammara*) *Browni*. Leipzig.

- Crasse, R.*, 1915, Studies on Periodicity in Plant Growth. Part 2. Correlation in Root and Shoot Growth. Proc. R. Soc. Edinburgh, Vol. 35, p. 46—53.
- Dingler, H.*, 1911, Versuche über die Periodizität einiger Holzgewächse in den Tropen. Sitzungsber. kön. bayr. Akad. Wiss., München, H. 1, p. 127.
- , 1911 a, Über Periodizität sommergrüner Bäume Mitteleuropas im Gebirgsklima Ceylons. Ibidem, H. 2, p. 217.
- Douglass, A. E.*, 1909, Weather Cycles in Growth of Big Trees. Monthly Weather Review, Washington, Vol. 37, No. 6, p. 225.
- , 1914, A Method of estimating Rainfall by the Growth of Trees. P. 101—121 in: Huntington, The Climatic Factor usw. (siehe Huntington 1914).
- , 1914 a, Method of estimating Rainfall by the Growth of Trees. Amer. Geograph. Soc. Bull., New York, Vol. 46, p. 321—335.
- Endres*, 1888—95, Einfluß der Lichtstellungen auf Höhen- und Stärkenzuwachs der Laubbölzer. Verhandl. naturw. Ver., Karlsruhe, Bd. 11, Sitzungsber., p. 67. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 24, p. 65.
- Engler, A.*, 1903, Untersuchungen über das Wurzelwachstum der Holzarten. Mitt. schweiz. Zentralanst. f. forstl. Versuchswes., Bd. 8, p. 247—317. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 31, Abt. 2, p. 553.
- *—, 1905, Perioden im Wurzelwachstum. Prometheus, Bd. 16, p. 623.
- Ewart, A. J. & A. J. Mason-Jones*, 1906, The Formation of Red Wood in Conifers. Ann. of Bot., Vol. 20, p. 201—204.
- Fabricius, L.*, 1905, Untersuchungen über den Stärke- und Fettgehalt der Fichte auf der oberbayerischen Hochebene. Naturw. Zeitschr. f. Land- u. Forstwiss., Jahrg. 3, p. 137—175. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 102, p. 29.
- Fischer, H.*, 1885, Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Markstrahlengewebes und der jährlichen Zuwachszonen im Holzkörper von Stamm, Wurzel und Ästen bei *Pinus Abies* L. Flora, pp. 263, 279, 302, 313.
- Fliche, P.*, 1900, Note sur un bois fossile de Madagascar. Bull. Soc. Géol. de France, 3. sér., tome 28, p. 470.
- , 1900 a, Contribution à la flore fossile de la Haute-Marne (infracrétacé). Bull. Soc. Science. de Nancy.
- , 1903, Note sur des bois silifiés permien de la Vallée des Celles (Vosges). Ibidem, sér. 3, 4, fasc. 3, p. 129.
- Flury, P.*, 1907, Ertragstafeln für die Fichte und Buche der Schweiz. Mitt. schweiz. Zentralanst. f. forstl. Versuchswes., Bd. 9.
- Friedrich, J.*, 1897, Über den Einfluß der Witterung auf den Baumzuwachs. Mitt. forstl. Versuchswes. Österreichs, Bd. 22, p. 160. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 25, p. 82.
- Fujioka, M.*, 1913, Studien über den anatomischen Bau des Holzes der japanischen Nadelbäume. Journ. College Agricult., Imp. Univ. Tokyo, Vol. 4, No. 4.
- Gamble, J. S.*, 1881, A Manual of Indian Timbers. Calcutta.
- Gehmacher, A.*, 1883, Untersuchung über den Einfluß des Rindendruckes auf das Wachstum und den Bau der Rinden. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Bd. 88, Abt. 1, p. 878.
- Geiger, Fr.*, 1915, Anatomische Untersuchungen über die Jahresringbildung von *Tectona grandis*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 55, p. 521.
- Gérard, G.*, 1907, siehe Perrot & Gérard.
- Gnentsch, F.*, 1888, Über radiale Verbindungen der Gefäße und des Holzparenchyms zwischen aufeinanderfolgenden Jahrringen dikotyler Laubbäume mit besonderer Berücksichtigung der einheimischen Arten. Regensburg. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 39, p. 34.
- **Goff, E. S.*, 1898, The Resumption of Root Growth in Spring. Wis. Agric. Stat. Ann. Rep., Vol. 15, p. 220—228.

- Göppert, H. R.**, 1859, Über die versteinerten Wälder im nördlichen Böhmen und Schlesien. Verhandl. schlesisch. Ges.
- & **A. Menge**, 1883, Die Flora des Bernsteins und ihre Beziehungen zur Flora der Tertiärformation und der Gegenwart. Bd. 1. Danzig.
- Görgey, R.**, 1911, Die Entwicklung der Lehre von den Salzlagerstätten. Geol. Rundschau, Bd. 2, p. 278.
- Gothan, W.**, 1904, Die Jahresringbildung bei den Araucaritenstämmen in Beziehung auf ihr geologisches Alter. Naturw. Wochenschrift, Bd. 19 (N. F. Bd. 3), p. 913—917. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 104, p. 285.
- , 1905, Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. Abh. kön. preuß. geol. Landesanst., N. F., H. 44.
- , 1907, Die fossilen Hölzer von König-Karls-Land. K. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 42, No. 10.
- , 1908, siehe Hoehne & Gothan.
- , 1908a, Die Frage der Klimadifferenzierung im Jura und in der Kreideformation im Lichte paläobotanischer Tatsachen. Jahrb. kön. preuß. geol. Landesanst., Bd. 29, T. 2, H. 2.
- , 1910, Die fossilen Holzreste von Spitzbergen. K. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 45, No. 8.
- , 1911, Die Jahresringlosigkeit der paläozoischen Bäume und die Bedeutung dieser Erscheinung für die Beurteilung des Klimas dieser Perioden. Naturw. Wochenschrift, N. F. Bd. 10, No. 28.
- Graner**, 1894, Der anatomische Bau des Holzes in seinen Beziehungen zur Jahresringbildung und zu den technischen Eigenschaften der Hölzer. Forstwiss. Zentralbl., Bd. 16, p. 17—33. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 61, p. 329.
- Groom, P.**, 1911, The Evolution of the Annual Ring and Medullary Rays of *Quercus*. Ann. of Bot., Vol. 25, p. 983—1003.
- & **W. Rushton**, 1913, The Structure of the Wood of East Indian Species of *Pinus*. Journ. Linn. Soc. Bot., Vol. 41, p. 457.
- Guinier, E.**, 1889, La qualité du bois avec la rapidité de la végétation et l'épaisseur des couches annuelles d'accroissement. Revue des eaux et forêts, p. 250.
- Gulbe, L. A.**, 1888, Über die periodische Aktivität des Kambiums in den Wurzeln unserer Bäume. Arbeiten der St. Petersburger Naturf.-Ges., Bd. 18, p. 45. Russisch. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 38, p. 487.
- , 1888a, Über die periodische Tätigkeit des Kambiums in den Wurzeln unserer Bäume. Jahrb. d. St. Petersburger Forstinst., Bd. 3, p. 1—47. Russisch. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 40, p. 43.
- Haberlandt, G.**, 1884, Physiologische Pflanzenanatomie. Erste Auflage. Leipzig.
- , 1895, Über Jahresringbildung. Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. 13, p. 337.
- , 1904, Physiologische Pflanzenanatomie. Dritte Auflage. Leipzig.
- Hall, H. C. van**, 1839, Waarnemingen over de Toeneming der Boomen in Dikte. Tijdschr. Natuurl. Geschied. en Physiol., Bd. 5, p. 207.
- Halle, T. G.**, 1911, On the Geological Structure and History of the Falkland Islands. Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, Vol. 11, p. 115—230.
- , 1913, Some Mesozoic Plant-Bearing Deposits in Patagonia and Tierra Del Fuego and their Floras. K. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 51, No. 3.
- Hämmerle, J.**, 1901, Über die Periodizität des Wurzelwachstums bei *Acer Pseudo-platanus*. Fünfstück's Beitr. z. wiss. Bot., Bd. 4, Abt. 2, p. 149—165.
- Harper, A. G.**, 1913, Defoliation: its Effects upon the Growth and Structure of the Wood of *Larix*. Ann. of Bot., Vol. 27, p. 621.
- Harrington, M. W.**, 1893, siehe Keuchler.
- Harsberger, J. W.**, 1909, Notes on Annual Tree Rings. Forest Leaves, Vol. 12, p. 84. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 114, p. 18.

- Hartig, R.**, 1869, Das Aussetzen der Jahresringe bei unterdrückten Stämmen. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwes., Bd. 1, p. 471—476.
- , 1870, Zur Lehre vom Dickenwachstum der Waldbäume. Bot. Ztg., p. 505.
- , 1871, Über das Dickenwachstum der Waldbäume. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwes., Bd. 3, p. 66—104.
- , 1872, Einfluß verschieden starker Ausüstung auf den Zuwachs der Kiefer und Weymouthskiefer. Ibidem, Bd. 4, p. 24.
- , 1880, Zersprengung der Eichenrinde nach plötzlicher Zuwachssteigerung. Untersuch. Forstbot. Inst., München, Bd. 1, p. 145—150.
- , 1882, Über die Geschwindigkeit des Dickenzuwachses. Flora, p. 119.
- , 1882a, Über die Verteilung der organischen Substanz, des Wassers und Luft- raumes in den Bäumen, und über die Ursache der Wasserbewegung in transpirierenden Pflanzen. Untersuch. Forstbot. Inst., München, Bd. 2.
- , 1882b, Über den Beginn und den Schluß der Jahrringbildung der Bäume in den verschiedenen Baumhöhen. Flora, p. 118.
- , 1883, Zur Lehre von der Wasserbewegung in transpirierenden Pflanzen. Untersuch. Forstbot. Inst., München, Bd. 3, p. 47—86.
- , 1883a, Das Zersprengen der Hainbuchenrinde nach plötzlicher Zuwachssteigerung. Ibidem, p. 141.
- , 1883b, Die Unterscheidungsmerkmale der wichtigeren in Deutschland wachsenden Hölzer. München.
- , 1884, Über die Veränderungen des Holzkörpers mit zunehmendem Baumalter und über den Einfluß der Jahrringbreite auf die Güte des Holzes. Bot. Zentralbl., Bd. 19, p. 377.
- , 1885, Das Holz der deutschen Nadelwaldbäume. Berlin.
- , 1888, Untersuchungen über den Lichtstandszuwachs der Kiefer. Bot. Zentralbl., Bd. 36, p. 285.
- , 1888a, Über die Bedeutung der Reservestoffe für den Baum. Bot. Ztg., p. 837.
- (& **R. Weber**), 1888b, Das Holz der Rotbuche. Berlin.
- , 1888c, Über den Einfluß der Samenproduktion auf Zuwachsgröße und Reservestoffvorrat der Bäume. Bot. Zentralbl., Bd. 36, p. 388—91.
- , 1888d, Über die Wasserleitung im Spätholze der Bäume. Ber. dtsh. bot. Ges., p. 222.
- , 1888e, Untersuchungen über den Lichtstandszuwachs der Kiefer. Sitzungsber. bot. Vereins, München. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 36, p. 285.
- , 1889, Ein Ringelungsversuch. Allg. Forst- u. Jagdztg., p. 365—373, 401—410.
- , 1889a, Über den Ort der Saftleitung im Holze. Bot. Zentralbl., Bd. 37, p. 418.
- , 1889b, Bemerkungen zu A. Wieler's Abhandlung: Über den Ort der Wasserleitung im Holzkörper usw. Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. 7, p. 89.
- , 1890, Über die Folgen der Baumringelung. Bot. Zentralbl., Bd. 41, pp. 251, 283.
- , 1891, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Berlin.
- , 1892, Über den Entwicklungsgang der Fichte im geschlossenen Bestande nach Höhe, Form und Inhalt. Forstl.-naturw. Zeitschr., Bd. 1, p. 169.
- , 1892a, Über Dickenwachstum und Jahresringbildung. Bot. Ztg., pp. 175, 193.
- , 1892b, Über die Wasserleitung im Splintholze der Bäume. Ber. dtsh. bot. Ges., p. 222.
- , 1892c, Das Erkranken und Absterben der Fichte nach der Entnadelung durch die Nonne. Forstl.-naturw. Zeitschr., Bd. 1, pp. 1, 49, 89.
- , 1893, Über neuere Untersuchungen zur Physiologie der Eiche. Bot. Zentralbl., Bd. 56, p. 357—358.
- , 1894, Untersuchungen über die Entstehung und die Eigenschaften des Eichenholzes. Forstl.-naturw. Zeitschr., Bd. 3, pp. 49, 172, 193. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 58, p. 150.
- , 1895, Doppelringe als Folge von Spätfrost. Ibidem, Bd. 4, p. 1. Ref. ibidem, Bd. 62, p. 259.

- Hartig, R.**, 1896, Wachstumsuntersuchungen an Fichten. Ibidem, Bd. 5, pp. 1, 33. Ref. ibidem, Bd. 67, p. 248.
- , 1896 a, Das Rotholz der Fichte. Ibidem, Bd. 5. Ref. im Beih. z. Bot. Zentralbl., 1896, p. 372.
- , 1898, Über den Einfluß der Kronengröße und der Nährstoffzufuhr aus dem Boden auf Größe und Form des Zuwachses und auf den anatomischen Bau des Holzes. Ibidem, Bd. 7, p. 73—94. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 27, Abt. 2, p. 129.
- , 1901, Holzuntersuchungen. Berlin.
- Hartig, Th.**, 1853, Über die Entwicklung des Jahresringes der Holzpflanzen. Bot. Ztg., p. 553.
- , 1856, Beiträge zur physiologischen Forstbotanik. — Über den Vegetationszyklus der Holzpflanzen und die Bedeutung der Reservestoffe für denselben. Allg. Forst- u. Jagdztg., p. 361.
- , 1857, Beiträge zur physiologischen Forstbotanik. — Über die Vegetationsperioden der Waldbäume und deren Produkte. Ibidem, p. 281—296.
- , 1858—63, Über die Bewegung des Saftes in den Holzpflanzen. Bot. Ztg., 1858, pp. 329, 337; 1861, pp. 78, 81, 89, 97, 105; 1862, pp. 73, 81, 89, 97, 105; 1863, pp. 269, 277.
- , 1859, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Holzpflanzen. Ibidem, pp. 93, 105.
- , 1863 a, Folgen der Ringelung an einer Linde. Ibidem, p. 286.
- , 1863 b, Folgen der Ringelung an Nadelholz-Ästen. Ibidem, p. 286.
- , 1863 c, Über die Zeit des Zuwachses der Baumwurzeln. Ibidem, p. 288.
- , 1878, Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen. Berlin.
- Hastings, G. T.**, 1900, When Increase in Thickness begins in our Trees. Science, N. S., Vol. 12, p. 585.
- Heer, O.**, 1851, Über die periodischen Erscheinungen der Pflanzenwelt in Madeira. Verhandl. schweiz. Naturf.-Ges., Glarus, p. 54.
- Helms, J.**, 1902, Skovfyrren paa Tisvilde-Frederiksværk. Tidskr. f. Skovvæs., Bd. 14, Række B.
- Henry**, 1894, Influence de la sécheresse de l'année 1893 sur la végétation forestière en Lorraine. Compt. Rendus d. Séan. de l'Acad. d. Sci., tome 19, p. 1025.
- Hering, F.**, 1896, Über Wachstumskorrelationen infolge mechanischer Hemmung des Wachstums. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 29, p. 132.
- Hesselman, H.**, 1904, Om tallens diametertillväxt under de sista tio åren. (Über den Durchmesserzuwachs der Kiefer in den letzten 10 Jahren.) Stockholm, Skogsvårdsför. Tidskr., p. 489—96.
- Hoehne, E. & W. Gothan**, 1908, Über die Frage der Klimazonenbildung im Jura und in der Kreide. Naturw. Wochenschrift, N. F., Bd. 7, No. 14, p. 218.
- Höhnelt, Fr. von**, 1878, Über den Gang des Wassergehaltes und der Transpiration bei der Entwicklung des Blattes. Wollny, Forsch. auf Geb. Agrikulturphys., Bd. 1, p. 299.
- Hoffmann, K. A.**, 1909, Beiträge zur Anatomie und Jahresringbildung der Vitaceen. Inaug.-Diss., Berlin.
- Holden, Ruth**, 1913, Cretaceous Pityoxyla from Cliffwood, New Jersey. Proc. Amer. Acad. of Arts a. Scienc., Vol. 48, No. 16, p. 609.
- Holtermann, C.**, 1907, Der Einfluß des Klimas auf den Bau d. Pflanzengewebe. Leipzig.
- Huntington, E.**, 1912 (1913), The Fluctuating Climate of North America. Ann. Rep. Smithsonian Instit., Washington, p. 383. Vgl. Geograph. Journ., London, Sept. u. Okt. 1912.
- , 1914, The Climatic Factor as Illustrated in Arid America. Carnegie Instit., Washington, Pub. 192.
- , 1914 a, The Solar Hypothesis of Climatic Changes. Bull. Geol. Soc. America, Vol. 25, p. 477—590.

- Ingvarson, F.*, 1903, Om drifveden i Norra Ishafvet. K. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 37, No. 1.
- Jaccard, P.*, 1912, Über abnorme Rotholzbildung. Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. 30, p. 670.
- , 1913, 1. Accroissement en épaisseur de quelques Conifères en 1911 et 1912. 2. Ruptures de cimes provoquées par la surcharge des cônes. Journ. forest. suisse, No. 6—8. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 125, p. 22.
- , 1913a, Eine neue Auffassung über die Ursachen des Dickenwachstums. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch., Bd. 11, p. 241.
- Jahn, E.*, 1894, Holz und Mark an den Grenzen der Jahrestriebe. Bot. Zentralbl., Bd. 59, pp. 257, 321, 353.
- **Janowitsch, M. L.*, 1885, Über den Einfluß des Druckes der Rinde auf den Bau des Holzkörpers. Arb. Petrograd. Naturf.-Ges., Bd. 15. Russisch.
- Jansonius, H. H.*, 1906, 1908, siehe Moll & Jansonius.
- , 1914, Mikrographie des Holzes der auf Java vorkommenden Baumarten. 4. Lief., III.
- Jost, L.*, 1891, Über Dickenwachstum und Jahresringbildung. Bot. Ztg., p. 485.
- , 1892, Beobachtungen über den zeitlichen Verlauf des sekundären Dickenwachstums der Bäume. Ber. deutsch. bot. Ges., p. 587.
- , 1892a, Über R. Hartig's Theorie des Dickenwachstums und der Jahrringbildung. Bot. Ztg., pp. 489, 491.
- , 1892b, Referat über A. Wieler's Arbeit: Über Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume. Ibidem, p. 511.
- , 1893, Über Beziehungen zwischen der Blattentwicklung und der Gefäßbildung in der Pflanze. Ibidem, p. 89.
- , 1912, Referat über Klebs 1911 (u. 1912) und Volkens 1912. Zeitschr. f. Bot., Bd. 4, p. 643.
- Kaiser, P.*, 1879, Über die tägliche Periodizität der Dickendimensionen der Baumstämme. Inaug.-Diss. Halle. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 7, Abt. 1, p. 239.
- Kanngießer, Fr.*, 1905, Über Alter und Dickenwachstum von Würzburger Wellenkalkpflanzen. Verhandl. Phys.-Med. Ges., Würzburg, Bd. 37, p. 311.
- , 1906, Einiges über Alter und Dickenwachstum von Jenenser Kalksträuchern. Jenaer Zeitschr. f. Naturw., Bd. 41, p. 472—482. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 34, Abt. 2, p. 126.
- & *W. Graf zu Leiningen*, (1909) 1910, Über Alter und Dickenzuwachs von Kleinsträuchern. Ber. bayr. bot. Ges., Bd. 12, p. 104—111.
- , 1910, Zur Lebensdauer von Sträuchern aus den Hoch-Pyrenäen. Bot. Ztg., Abt. 2, p. 329.
- , 1913, Über Lebensdauer von Zwergsträuchern aus hohen Höhen des Himalayas. Vierteljahrsschr. Naturf.-Ges., Zürich, Bd. 58, p. 118. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 125, p. 165.
- Keuchler, J.*, 1893, Measurements of the Growth of Trees. Publiziert in: M. W. Harrington, Climate of Texas. Tree Growth. Monthly Weather Review, Washington, Vol. 21, No. 11, p. 331. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 22, Abt. 1, 1894, p. 223.
- Kihlman, A. O.*, 1890, Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. Acta Soc. Fauna et Flora Fennica, tome 6.
- Klebs, G.*, 1911, Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. Sitzungsber. Heidelberger Akad. Wiss., math.-nat. Kl., Bd. 23.
- , 1913, Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen. Ibidem, Abh. 5.
- , 1914, Über das Treiben der einheimischen Bäume speziell der Buche. Abh. Heidelberger Akad. Wiss., math.-nat. Kl., Abh. 3.

- Knudson, L.**, 1913, Observations on the Inception, Season, and Duration of Cambium Development in the American Larch [*Larix Laricina* (Du Roi) Koch]. Bull. Torrey Bot. Club, Vol. 40, p. 271.
- Kny, L.**, 1877, Über künstliche Verdoppelung des Leitbündelkreises im Stamme der Dicotyledonen. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde, Berlin, p. 189.
- , 1879, Über die Verdoppelung des Jahrringes. Verh. bot. Vereins Prov. Brandenburg, p. 1.
- , 1882, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Berlin.
- , 1890, Über eine Abnormität in der Abgrenzung der Jahresringe. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde, Berlin, p. 138.
- , 1894, On Correlation in the Growth of Roots and Shoots. Ann. of Bot., Vol. 8, p. 265.
- , 1901, On Correlation in the Growth of Roots and Shoots. Ibidem, Vol. 15, p. 613.
- Kohl, F. G.**, 1886, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. Braunschweig.
- Koorders, S. H.**, 1898, Biologische Notiz über immergrüne und periodisch laubwerfende Bäume in Java. Forstlich-naturw. Zeitschr., Bd. 7, p. 357.
- Krabbe, G.**, 1882, Über die Beziehungen der Rindenspannung zur Bildung der Jahrringe und zur Ablenkung der Markstrahlen. Sitzungsber. Akad. Wiss., Berlin, Bd. 60.
- , 1884, Über das Wachstum des Verdickungsringes und der jungen Holzzellen in seiner Abhängigkeit von Druckwirkungen. Abhandl. Akad. Wiss., Berlin.
- , 1887, Einige Anmerkungen zu den neuesten Erklärungsversuchen der Jahrringbildung. Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. 5, p. 222.
- Kraus, G.**, 1864, Mikroskopische Untersuchungen über den Bau lebender und vorweltlicher Nadelhölzer. Würzburger naturwiss. Zeitschr., Bd. 5, p. 158.
- , 1867, Die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen. Bot. Ztg., p. 104.
- , 1872, Über die Abstammung der auf der zweiten, deutschen Nordpolarexpedition gesammelten Treibhölzer. Bot. Ztg., p. 326.
- , 1873, Über Alter und Wachstumsverhältnisse ostgrönländischer Holzgewächse. Ibidem, p. 513.
- , 1873—74, Treibhölzer, in: Die zweite deutsche Nordpolarfahrt 1869 und 1870. Bd. 2.
- , 1880, Über die täglichen Veränderungen der Dickendimensionen unserer Baumstämme. Sitzungsber. Naturf.-Ges. Halle. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 1, p. 275.
- , 1880 a, Über die Wasserverteilung in der Pflanze, 3. die tägliche Schwellungsperiode der Pflanzen. Abh. Naturf.-Ges. Halle, Bd. 15. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 9, Abt. 1, p. 8.
- , 1899, Nord und Süd im Jahrring. Festschr. phys.-med. Ges., Würzburg, p. 127. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 28, Abt. 2, p. 103.
- Krüger, Fr.**, 1892, Über die Wandverdickungen der Kambiumzellen. Bot. Ztg., pp. 633, 649, 665, 681, 702.
- Kühns R.**, 1910, Die Verdoppelung des Jahresringes durch künstliche Entlaubung. Bibl. Botan., Bd. 70.
- Lachmann, R.**, 1912, Siehe Arrhenius & Lachmann.
- Lakari, O. J.**, 1915, Studien über die Samenjahre und Altersklassenverhältnisse der Kiefernwälder auf dem nordfinnischen Heideboden. Helsinki.
- Lakon, G.**, 1913, Neue Beiträge zur Frage der jährlichen Periodizität der Pflanze. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft, p. 28.
- , 1915, Die Frage der jährlichen Periodizität der Pflanzen im Lichte der neuesten Forschung. Ibidem, p. 85.
- Larkum, A.**, 1914, Beiträge zur Kenntnis der Jahresperiode unserer Holzgewächse. Göttingen.

- Lignier, O.*, 1905, Notes sur l'accroissement radial des troncs. Bull. Soc. Linn. de Normandie, sér. 5, tome 9, p. 181.
- , 1907, Végétaux fossiles de Normandie. 4. Bois divers (1^{re} sér.). Univ. de Caen.
- *—, 1913, Sur l'accroissement diamétral d'un tronc de *Juniperus communis*. Bull. Soc. Linn. de Normandie, tome 6, p. 7—12.
- *—, 1913a, Sur la croissance diamétrale d'un *Ginkgo biloba*. Ibidem, p. 13—32.
- Lindman, C.*, 1883, Om drifved och andra af hafsströmmar uppkastade naturföremål vid Norges kuster. Göteborgs K. Vetenskaps- och Vitterhets-Samhälles Handl., H. 18.
- Link, A.*, 1915, Über Ringbildung bei einigen Tropenhölzern. Inaug.-Diss. Heidelberg.
- Lovén, F. A.*, 1891, Das Wachstum der Kiefer und Fichte in der schwedischen Provinz Värmland. Kristinehamn.
- Lutz, K. G.*, 1895, Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Fünfstück's Beitr. z. wiss. Bot., Bd. 1, p. 1. Vgl. Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. 13, p. 185.
- Magnus, P.*, 1885, Über anormale Vegetationserscheinungen. Verhandl. bot. Ver. Prov. Brandenburg, Bd. 26, p. 74—79.
- Magnus, W.*, 1913, Der physiologische Atavismus unserer Eichen und Buche. Biol. Zentralbl., Bd. 33, p. 309.
- Martins, Ch.*, 1842, Siehe Bravais & Martins.
- Mason-Jones, A. J.*, 1906, Siehe Ewart & Mason-Jones.
- Menge, A.*, 1883, Siehe Göppert & Menge.
- Mer, E.*, 1889, De l'influence des éclaircies sur la croissance diamétrale des Sapin. Bull. soc. bot. de France, tome 36, p. 412—414.
- , 1892, Sur les causes de variation de la densité des bois. Ibidem, tome 39, p. 95.
- , 1892a, Réveil et extinction de l'activité cambiale dans les arbres. Compt. rendus des séanc. de l'Acad. de Paris, tome 114, p. 242.
- , 1892b, Bois de printemps et bois d'automne. Ibidem, tome 114, p. 501.
- , 1895, Influence de l'état climatique sur la croissance des sapins. Journ. de bot., tome 9, pp. 178, 202, 222, 229, 247.
- Metzger, K.*, 1908, Über das Konstruktionsprinzip des sekundären Holzkörpers. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 113, p. 161.
- Middendorff, A. von*, 1864, Die Gewächse Sibiriens. In: Sibirische Reise, Bd. 4, T. 1, Lief. 4.
- Mischke, K.*, 1890, Beobachtungen über das Dickenwachstum der Coniferen. Bot. Zentralbl., Bd. 44, pp. 39, 65, 97, 137, 169.
- Möbius, M.*, 1907, Historisches über den Ringelungsversuch. Beih. z. Bot. Zentralbl., Bd. 21, Abt. 1, p. 42—54.
- Moeller, J.*, 1876, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Holzes. Denkschrift. Wiener Akad., Bd. 36, p. 297.
- Mohl, H. von*, 1844, Über die Abhängigkeit des Wachstums der dikotylen Bäume in die Dicke von der physiologischen Tätigkeit der Blätter. Bot. Ztg., pp. 89, 113.
- , 1862, Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln. Ibidem, pp. 225, 233, 277, 289, 313, 321.
- , 1869, Ein Beitrag zur Lehre vom Dickenwachstum des Stammes der dikotylen Bäume. Ibidem, p. 1.
- Molisch, H.*, 1879, Vergleichende Anatomie des Holzes der Ebenaceen und ihrer Verwandten. Sitzungsber. Akad. Wiss., Wien, Bd. 80, p. 54.
- , 1908—09, Über ein einfaches Verfahren Pflanzen zu treiben (Wasserbadmethode). Ibidem, Bd. 117, Abt. 1, p. 87; Bd. 118, Abt. 1, p. 637.
- Moll, J. W. & H. H. Jansonius*, 1906, 1908, Mikrographie des Holzes der auf Java vorkommenden Baumarten. Bd. 1, 1906; Bd. 2, 1908. Leiden.

- Montemartini, L.**, 1896, Ricerche sopra l'accrescimento delle piante. Atti dell'Istit. Bot. R. Univ. Pavia, Ser. 2, Vol. 5. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 70, p. 276.
- Munk, M.**, 1914, Theoretische Betrachtungen über die Ursachen der Periodizität, daran anschließend: weitere Untersuchungen über die Hexenringbildung bei Schimmelpilzen. Biol. Zentralbl., Bd. 34, p. 621—641.
- Musset, M. Ch.**, 1867, Influence présumée de la rotation de la Terre sur la forme des troncs des arbres. Compt. rendus de l'Acad. des scien. de Paris, tome 65, pp. 424, 495.
- ***Müller, Fr.**, 1888, Einfluß des Ringelschnittes auf das Dickenwachstum und die Stoffverteilung. Dissert. Halle.
- Müller, N. J. C.**, 1875, Botanische Untersuchungen. IV, T. 2, p. 186.
- , 1888, Atlas der Holzstruktur dargestellt in Mikrophographien nebst erläuterndem Text. Halle a. S.
- Nakamura, Y.**, 1883, Über den anatomischen Bau des Holzes der wichtigsten japanischen Coniferen. Untersuch. Forstbot. Inst., München, Bd. 3, p. 17—46.
- Negri, G.**, 1914, Sopra alcuni legni fossili del Gebel Tripolitano. Bull. Soc. Geol. Ital., Vol. 33, p. 321.
- Neymayr, M.**, 1883, Über klimatische Zonen während der Jura- und Kreidezeit. Denk. Akad. Wiss., Wien, math.-nat. Kl., Bd. 47, p. 277—310.
- , 1889, Die klimatischen Verhältnisse der Vorzeit. Wien.
- Nördlinger, H.**, 1860, Die technischen Eigenschaften der Hölzer. Stuttgart.
- , 1864, Deutsche Forstbotanik. Bd. 1. Stuttgart.
- , 1865, Die fetten und mageren Jahre der Bäume. Krit. Blätter f. Forst- u. Jagdwiss., Bd. 47, H. 2, p. 38—80.
- , 1872, Der Holzring als Grundlage des Baumkörpers. Stuttgart.
- , 1880, Wirkung des Rindendruckes auf die Form der Holzringe. Zentralbl. f. ges. Forstwes., Bd. 6, p. 407. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 8, Abt. 1, p. 274.
- Örtenblad, V. Th.**, 1881, Om Sydgrönlands drifved. Bihang K. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 6, No. 10.
- , 1888, Om den högnordiska tallformen *Pinus silvestris* L. *β lapponica* (Fr.) Hn. Ibidem, Bd. 13, Afd. 3, No. 11.
- ***Penhallow, D. P.**, 1885, The Relation of Annual Rings to Age. Canadian Rec. of Science, Vol. 1, p. 162.
- , 1907, North American Gymnosperms. Boston.
- Perrot, E. & G. Gérard**, 1907, L'anatomie du tissu ligneux dans ses rapports avec la diagnose des bois. Bull. soc. bot. de France, mém. 6.
- Petersen, H. E.**, 1908, *Ericineae* (*Pirolaceae*, *Ericaceae*). 2. The biological anatomy of the leaves and the stems. The structure and biology of arctic flowering plants. Meddelelser om Groenland, Vol. 36, p. 75. Kjøbenhavn. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 36, Abt. 1, p. 515.
- , 1908 a, *Diapensiaceae*. *Diapensia lapponica* L. Ibidem, Bd. 36, p. 139.
- Petersen, O. G.**, 1896, Nogle Bemaerkninger om abnorme Lørforholds Indflydelse paa Aarringsdannelsen. Oversigt Kgl. Danske Vid. Selsk. Forhandl., p. 405.
- , 1898, Nogle Undersøgelser over Træernes Rodliv. (Einige Untersuchungen über das Wurzelleben der Bäume). Ibidem, p. 1—57. Avec un résumé en français, p. 58—68. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 26, Abt. 1, p. 609.
- , 1899, Aarringsstudier. Tidskr. f. Skövvaes., Bd. 11, Raekke B, p. 190—220. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 27, Abt. 2, p. 256.
- , 1904, Undersøgelser over Træernes Aarringe. K. Danske Videnskabsk., Naturvid.-Mat., Raekke 7, Bd. 1, p. 165. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 32, Abt. 2, p. 553.

- Pfeffer, W.**, 1901, Pflanzenphysiologie. Bd. 2. Leipzig.
- Pieters, A. J.**, 1896, The influence of fruit-bearing on the development of mechanical tissue in some fruit-trees. *Ann. of Bot.*, Vol. 10, p. 511—529. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 25, Abt. 1, p. 380.
- Pokorny, A.**, 1869, Methode um den meteorologischen Coëfficienten des jährlichen Holzzuwachses der Dicotyledonenstämme zu ermitteln. *Bot. Ztg.*, p. 746.
- Preßler**, 1872, Eine lehrreiche Zuwachsveränderung. *Tharander forstl. Jahrb.*, Bd. 22, p. 265.
- Ratzeburg, J. T. C.**, 1866—68, Die Waldergebnisse. Bd. 1, 2.
- , 1871, Über die Verdoppelung des Jahresringes. *Verh. bot. Vereins Prov. Brandenburg*, Bd. 13, p. 71.
- Reiche, K.**, 1897, Zur Kenntniss der Lebenstätigkeit einiger chilenischen Holzgewächse. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 30, p. 81.
- Resa, Fr.**, 1877, Über die Periode der Wurzelbildung. *Inaug.-Diss. Bonn*. Ref. in *Bot. Ztg.* 1877, p. 423.
- Reuß, H.**, 1893, Beiträge zur Wachstumstätigkeit des Baumes nach praktischen Beobachtungsdaten des laufenden Stärkenzuwachsanges an der Sommerlinde. *Forstw. Zeitschr.*, p. 145—158. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 21, Abt. 1, p. 23.
- Rohrbach, C.**, 1885, Über die Wasserleitungsfähigkeit des Kernholzes. *Zeitschr. f. Naturwissenschaft*, Halle, Bd. 58, p. 319.
- Rosenthal, M.**, 1904, Über die Ausbildung der Jahresringe an der Grenze des Baumwuchses in den Alpen. *Inaug.-Diss. Berlin*.
- Roßman, J.**, 1865, Über den Bau des Holzes der in Deutschland wildwachsenden und häufiger kultivierten Bäume und Sträucher. *Frankfurt am Main*.
- Rubner, K.**, 1910, Das Hungern des Cambiums und das Aussetzen der Jahresringe. *Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch.*, Bd. 8, p. 212.
- ***Rushton, W.**, 1915, Structures of the Wood of Himalayan Junipers. *Journ. Linn. Soc.*, Vol. 43, p. 1.
- Russow, E.**, 1881, Über die Entwicklung des Hoftüpfels. *Sitzungsber. Naturf.-Gesell.*, Dorpat., Bd. 6, p. 109.
- , 1882, Über den Inhalt der parenchymatischen Elemente der Rinde vor und während des Knospentriebes und Beginns der Cambiumtätigkeit im Stamm und Wurzel der einheimischen Lignosen. *Ibidem*, Bd. 6, p. 350.
- Sachs, J.**, 1868, 1874, Lehrbuch der Botanik. Leipzig.
- , 1892, Über die Porosität des Holzes. *Gesamte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie*, Bd. 1, p. 510. Leipzig.
- Sanio, K.**, 1863, Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkörpers. *Bot. Ztg.*, pp. 357, 369, 377, 389, 401.
- , 1864, Über endogene Gefäßbündelbildung. *Ibidem*, p. 193.
- , 1873—74, Anatomie der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris*). *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 9, p. 50.
- Saupe, A.**, 1887, Der anatomische Bau des Holzes der Leguminosen und sein praktischer Wert. *Flora*, p. 259.
- Schacht, H.**, 1856—58, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Bd. 1, 2. Berlin.
- , 1859, Madeira und Teneriffe. Berlin.
- , 1860, Der Baum. Studien über Bau und Leben der höheren Gewächse. Berlin.
- , 1862, Über den Stamm und die Wurzel der *Araucaria brasiliensis*. *Bot. Ztg.*, p. 409.
- Schimper, A. F. W.**, 1898, Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage. Jena.
- Schlagintweit, H. & A.**, 1850, Untersuchungen über die physikalische Geographie der Alpen, p. 561—585. Leipzig.

- Schrenk, H. von**, 1896, The Trees of St. Louis as Influenced by the Tornado of 1896. Trans. Acad. Sci. of St. Louis, Vol. 8, No. 2.
- Schröder, J.**, 1869, Beitrag zur Kenntnis der Frühjahrsperiode des Ahorn (*Acer platanoides*). Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 7, p. 261.
- , 1871, Die Frühjahrsperiode der Birke und des Ahorn. Landw. Versuchsstation Bd. 14. Inaug.-Diss. Leipzig.
- Schröder, R.**, 1879, Zur Frage über die Verdickung der Bäume in verschiedenen Jahreszeiten. Mitt. Land- u. Forstwiss. Akad. zu Petrowskoë-Rasumowskoë bei Moskau, Bd. 2, p. 1—4. Russisch. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 7, Abt. 1, p. 240.
- Schumann, C.**, 1873, Dickenwachstum und Cambium. Historisch-experimentelle Untersuchungen. Inaug.-Diss. Breslau. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 1, p. 199.
- Schumacher, H.**, 1890, Über den Einfluß des Masts auf die Holzproduktion. Forstl. Blätt., p. 77.
- Schuppan, P.**, 1889, Beiträge zur Kenntnis des Holzkörpers der Coniferen. Inaug.-Diss. Halle. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 46, p. 120.
- Schuster, J.**, 1907, Kieselhölzer der Steinkohlenformation und des Rotliegenden aus der bayerischen Rheinpfalz. Geognost. Jahreshefte, Jahrg. 20.
- Schwarz, Fr.**, 1899, Dickenwachstum und Holzqualität von *Pinus silvestris*. Berlin.
- Schwerin, Fr. Graf von**, 1910, Bewertung der Jahresringe bei Altersschätzungen. Mitt. deutsch. dendrol. Ges., Bd. 19, p. 211—212. Ref. in Just's Jahresb., Bd. 38, Abt. 1, p. 988.
- Seeliger, R.**, 1911, Über den Verlauf der Transpiration in den verschiedenen Altersstadien des Blattes. Diss. Göttingen. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 120, p. 596.
- Seward, A. C.**, 1892, Fossil Plants as Tests of Climate. London.
- & **Sibille O. Ford.**, 1906, The Araucarieae, Recent and Extinct. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B., Vol. 198.
- Shirley, J.**, 1898, Additions to the Fossil Flora of Queensland. Bull. Geol. Surv. Queensland, No. 7.
- Simon, S.**, 1902, Der Bau des Holzkörpers sommer- und wintergrüner Gewächse und seine biologische Bedeutung. Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. 20, p. 229.
- , 1906, Untersuchungen über das Verhalten einiger Wachstumsfunktionen sowie der Atmungstätigkeit der Laubhölzer während der Ruheperiode. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 43, p. 1.
- , 1914, Studien über die Periodizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropengebieten heimischen Bäume. Ibidem, Bd. 54, p. 71.
- Sinnott, E. W.**, 1909, *Paracedroxylon*, a new Type of Araucarian Wood. Rhodora, Vol. 11, No. 129, p. 165.
- Sluyter, H.**, 1899, Beiträge zur Kenntnis des anatomischen Baues einiger *Gnetum*-Arten. Diss. Kiel.
- Sonntag, P.**, 1903, Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 39, p. 71.
- Späth, H.**, 1912, Der Johannistrieb. Berlin.
- , 1913, Einwirkung des Johannistriebes auf die Bildung von Jahrringen. Mitt. deutsch. dendrol. Ges., p. 118—143. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 128, p. 323.
- Starr, A. M.**, 1912, Comparative Anatomy of Dune Plants. Bot. Gaz., Vol. 54, p. 265.
- Stewart, M. N.**, 1913, Relation of Precipitation to Tree Growth. Monthly Weather Review, Washington, Vol. 41, No. 9, p. 1287.

- Stone, W. E.*, 1885, The Growth of Trees. Bull. Torrey Bot. Club, New York, Vol. 12, p. 82.
- Strasburger, E.*, 1891, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena.
- Tuzson, J.*, 1902, Über einen Fall doppelter Jahresringbildung. Növénytani Közlemények, Bd. 1, p. 37. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 90, p. 385.
- Trécul, M. A.*, 1855, De l'influence des décortications annulaires sur la végétation des arbres dicotylédonés. Ann. de sc. nat., bot., 4. sér., tome 3, p. 341.
- Unger, D. F.*, 1847, Über den Grund der Bildung der Jahreslagen dikotyler Holzpflanzen. Bot. Ztg., p. 265.
- Ursprung A.*, 1900, Beiträge zur Anatomie und Jahresringbildung tropischer Holzarten. Diss. Basel.
- , 1904, Zur Periodizität des Dickenwachstums in den Tropen. Bot. Ztg., p. 189.
- , 1905, Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen. Beih. z. Bot. Zentralbl., Bd. 19, Abt. 1, p. 213.
- , 1906, Die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums. Biol. Zentralbl., Bd. 26, p. 257.
- , 1907, Abtötungs- und Ringelungsversuche an einigen Holzpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44, p. 287.
- , 1912, Über das exzentrische Dickenwachstum an Wurzelkrümmungen und über die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums. Beih. z. Bot. Zentralbl., Bd. 29, p. 159—218. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 123, p. 292.
- Volken, G.*, 1912, Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin.
- Vries, H. de*, 1872, Über den Einfluß des Druckes auf die Ausbildung des Herbstholzes. Flora, p. 241.
- , 1874, Over den invloed der bastdrukking op den bouw der jaarringen. Maandblad voor Natuurwet., Jaarg. 4, p. 97—102. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 2, p. 775.
- , 1875, Über den Einfluß des Rindendruckes auf den anatomischen Bau des Holzes. Flora, p. 97.
- , 1876, De l'influence de la pression du liber sur la structure des couches ligneuses annuelles. Archives Néerland., tome 11.
- Walter, B.*, 1898, Untersuchung über Beginn und Beendigung der Jahrringbildung bei Rotbuche. Forstl.-naturw. Zeitschr., Bd. 7, p. 19.
- Walther, J.*, 1908, Geschichte der Erde und des Lebens. Leipzig.
- Warming, E.*, 1892, Lagoa Santa. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr., 6. Raekke, Naturv. og Math. Afd., Bd. 6, p. 153—488.
- Warring, C. B.*, 1877, Is the Existence of Growthrings in the Early Exogenous Plants Proof of Alternating Seasons? Amer. Journ. of Science and Arts, Ser. 3, Vol. 14, p. 394—396. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 6, Abt. 1, p. 216.
- Weber, R.*, 1892, Über den Einfluß der Samenproduktion der Buche auf die Mineralstoffmengen und den Stickstoffgehalt des Holzes und der Rinde. Forstl.-naturw. Zeitschr., Bd. 1, p. 13—15.
- , 1896, Untersuchungen über den Flächenzuwachs von Querschnitten verschiedener Nadelholzstämmen. Ibidem, Bd. 5, p. 220—224. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 24, Abt. 1, p. 62.
- White, D.*, 1907, Permo-Carboniferous Climatic Changes in South America. Journ. of Geol., Vol. 15, No. 7.
- White, J.*, 1907, The Formation of Red Wood in Conifers. Melbourne, Proc. Roy. Soc. of Victoria, Vol. 20, p. 107.
- **Whitten, J. C.*, 1897, Winterprotection of the Peach. Missouri Agr. Exp. Stat. Bull., Vol. 38, p. 140.

- Wickham, W.**, 1896, Trees and their Growth. Gard. Chron., Vol. 1, p. 169.
Ref. in Just's Jahresber., Bd. 24, Abt. 1, p. 62.
- Wieler, A.**, 1885, Analysen der Jungholzregion von *Pinus silvestris* und *Salix pentandra* nebst einem Beitrage zur Methodik der Pflanzenanalyse. Landwirtschaftl. Versuchsstat., Bd. 32, p. 307—364. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 27, p. 36.
- , 1887, Beiträge zur Kenntnis der Jahresringbildung und des Dickenwachstums. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 18, p. 70.
- , 1888, Über den Anteil des sekundären Holzes der dikotyledonen Gewächse an der Saftleitung und über die Bedeutung der Anastomosen für die Wasserversorgung der transpirierenden Flächen. Ibidem, Bd. 19, p. 82.
- , 1888a, Über den Ort der Wasserleitung im Holzkörper dikotyler und gymnospermer Holzgewächse. Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. 6, p. 406.
- , 1889, Erwiderung auf R. Hartig's Bemerkungen zu meiner Abhandlung: „Über den Ort der Wasserleitung im Holzkörper usw.“ Ibidem, Bd. 7, p. 204.
- , 1889a, Über die Ursachen der Jahresringbildung der Pflanzen. Forstwiss. Zentralbl., Bd. 11, p. 160.
- , 1889b, Über Anlage und Ausbildung von Librifasern in Abhängigkeit von äußeren Verhältnissen. Bot. Ztg., pp. 517, 533, 549.
- , 1892, Über Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume. Tharander forstl. Jahrb., Bd. 42, p. 72—227. Ref. im Bot. Zentralbl., Bd. 42, p. 62—65.
- , 1894, Über die Periodizität in der Wurzelbildung der Pflanzen. Forstwiss. Zentralbl., Bd. 16, p. 333—349. Ref. in Just's Jahresber., Bd. 22, Abt. 1, p. 247.
- , 1897, Holzbildung auf Kosten des Reservematerials der Pflanzen. Tharander forstl. Jahrb., Bd. 47, p. 172—246.
- , 1898, Über die jährliche Periodizität im Dickenwachstum des Holzkörpers der Bäume. Ibidem, Bd. 48, p. 39—139.
- Wiesner, J.**, 1872, Untersuchung einiger Treibhölzer aus dem nördlichen Eismeere. Sitzungsber. Akad. Wiss., Wien, Bd. 65, p. 96.
- , 1873, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. Leipzig.
- Wilhelm, K.**, 1883, Die Verdoppelung des Jahresringes. Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. 1, p. 216.
- Winkler, C.**, 1872, Zur Anatomie von *Araucaria brasiliensis*. Bot. Ztg., p. 581, 597.
- Witham, M.**, 1833, The Internal Structure of Fossil Vegetables found in the Carboniferous and Oolitic Deposits of Great Britain. Edinburgh.
- Wright, H.**, 1905, Foliar periodicity of endemic and indigenous trees in Ceylon. Ann. Roy. Bot. Gardens, Peradeniya, Vol. 2, p. 415—517.
- Zalebky, M. D.**, 1911, Étude sur l'anatomie du *Dadoxylon Tchihatcheffi* Göpp. sp. Mém. Com. Géol. Petrograd, N. S., Liv. 68.
- Zon, R.**, 1909 (1910), Methods of determining the time of the year at which timber was cut. Forestry Quart., Vol. 7, 1909, p. 402. Exp. Stat. Rec., Vol. 22, 1910, p. 342.
- Zschimmer**, 1880, Zuwachsuntersuchungen an einer aufgeasteten Kiefer. Tharander forstl. Jahrb., Bd. 20, p. 35—39.

Die systematisch-phylogenetische Forschung in der Hepaticologie seit dem Erscheinen der Synopsis Hepaticarum und über die Abstammung der Bryophyten und Pteridophyten.

Von

Prof. Dr. Victor Schiffner.

Inhaltsübersicht.

	pag.
I. Die Synopsis Hepaticarum (1844—47)	392—397
Schema des Systems (p. 393). — Neuerungen gegenüber dem von Endlicher (p. 394). — Kritik des Systems (p. 394). — Der Speziesbegriff der Syn. Hep. (p. 396).	
II. Die unmittelbaren Nachfolger der Synopsis Hepaticarum und die Systematik der „kleinen Einheiten“	397—416
Allgemeine Bemerkungen (p. 397). — Ausgestaltung der Formenkenntnis in quantitativer Beziehung (p. 400). — In qualitativer Hinsicht (p. 402), 1. mangelhafte Beschreibung der Arten (p. 402), 2. unrichtige Fassung des Speziesbegriffs (p. 403), die „kritische“ oder „aufklärende“ Richtung (p. 403), Irrtum bezüglich der unbegrenzten Verbreitungsmöglichkeit der Arten (p. 404). — Die Aufklärung der europäischen Formen (p. 406), die Verdienste von Gottsche, Limpricht, Lindberg (p. 407), wichtigste diesbezügliche Literatur (p. 408), Evans und Schiffner (p. 412). — Pflanzengeographische und biologische Verhältnisse (p. 413). — Überblick (p. 415). — Anhang: Die Nomenklaturfrage (p. 415).	
III. Das System von S. O. Lindberg (1875)	417—419
Vorarbeiten (1868) und phylogenetische Ansichten (p. 417). — Schema des Systems von 1875 (p. 418). — Die Neuerungen in dem System (p. 419).	

- IV. Die entwicklungsgeschichtlich-anatomische Forschung.** —
Hubert Leitgeb (1874—81) — **K. Goebel (1882)** —
E. Warming 420—436
 Die entw.-anat. Richtung, Organographie und vergleichende Morphologie (p. 420). — **Die Forschungen von H. Leitgeb** (p. 421—425), phylogenetische Hypothesen (p. 421), systematische Ergebnisse bezüglich der *Marchantiaceae* (p. 422) und *Jungermanniaceae* (p. 423). — Der Wert der entw.-anat. Forschung für die Systematik der Hepaticae (p. 424). — **Die systematischen Anschauungen von K. Goebel** (p. 425—435), die Systeme von 1882 (p. 426), die in demselben enthaltenen Neuerungen (p. 427). — Die späteren systematischen Anschauungen von Goebel bezüglich der Hepaticae (p. 428), zwei Hauptreihen (p. 428), die *Marchantiales* als absteigende Reihe (p. 429), Einwände dagegen (p. 429), einheitliche Auffassung der Fruchtköpfchen (p. 431), Stellung der *Sphaerocarpeae* und von *Geothallus* (p. 431), Ansichten des Verf. über *Geothallus* (p. 432). — Goebel's phylogenetische Ansichten bezüglich der *Jungermanniales* (p. 434). — **Die Einteilung der Hep. durch Warming** (p. 436), Vergleich der Systeme von 1890 und 1902 mit dem von Goebel (p. 436).
- V. Die Systeme von Dumortier (1874) und von Trevisan (1877)** 437—444
 I. Das System von Dumortier (p. 437), seine Neuerungen und die Kritik derselben (p. 438).
 II. Das System von Trevisan (p. 439), Schema (p. 439), Kritik der Neuerungen (p. 443).
- VI. Das System von Richard Spruce (1885)** 444—447
 Schema des Systems (p. 445). — Die Neuerungen desselben und deren Würdigung (p. 446). — Die Gliederung formenreicher Gattungen (p. 447).
- VII. Alex. W. Evans, An Arrangement of the Genera of Hepaticae (1892)** 447—454
 Das System von Underwood als Basis (p. 448). — Schema des Systems von Evans (p. 448). — Vergleich der Neuerungen mit denen anderer Systeme und Kritik derselben (p. 451).
- VIII. Das System von V. Schiffner (1893) und die phylogenetischen Anschauungen von J. P. Lottsy (1909)** . . . 455—468
 I. Das System von Schiffner (p. 455), die leitenden Ideen (p. 455), die Höchststellung der *Anthocerotales* (p. 456), das Schema des Systems (p. 457), die Neuerungen und deren Kritik (p. 462). — Nahezu ausnahmslose Annahme dieses Systems (p. 463), Engler's, Syllabus (p. 464), Stephani, Spec. Hepat. (p. 464), K. Müller (p. 464), M. A. Howe (p. 464).
 II. Die phylogenetischen Anschauungen von J. P. Lottsy (p. 465—467) decken sich in den wesentlichen Punkten mit den von Schiffner ausgesprochenen (p. 465), die Neuerungen und Kritik derselben (p. 465).
 III. Das System von Oltmanns 1912 (p. 467).
- IX. Das System von C. Warnstorf (1903)** 468—469
 Schema (p. 468). — Die Neuerungen und deren Kritik (p. 469).
- X. Das System von C. Jensen (1915)** 470—472
 Schema (p. 470). — Vergleich mit dem von S. O. Lindberg (p. 471). — Neuerungen (p. 471).

pag.

XI. Die neueren Phylogenetiker 472—481

I. L. M. Underwood, 1894 (p. 473). — II. D. H. Campbell in Bot. Gaz. 1891 (p. 473). — III. Campbell, Mosses and Ferns (p. 474), die leitenden Ideen (p. 474) in ein Schema gefaßt (p. 475). — IV. Fr. Cavers, The Inter-Relat. of the Bryophyta, 1911 (p. 476), die Grundanschauungen (p. 476), Schema des Systems (p. 477), systematische Neuerungen und phylogenetische Ansichten, Unstimmigkeiten zwischen beiden, Kritik derselben (p. 478). — V. Die systematischen Anschauungen von Robert Douin (p. 480).

XII. Das System von R. v. Wettstein 481—485

Die zugrundeliegenden Ideen (p. 482). — Schema des Systems (p. 482). — Die Neuerungen und die phylogenetischen Anschauungen, auf welche sie begründet sind (p. 483). — Würdigung des durch dieses System bewirkten Fortschrittes (p. 484).

XIII. Die phylogenetischen Beziehungen der Hepaticae zu anderen Pflanzengruppen 485—516

I. Die Stellung der Sphaerocarpaceae (p. 485—487). — Stellung von *Geothallus* (p. 486).

II. Die neueren Ansichten über die Phylogenie der Anthocerales (p. 487—491). — 1. Der Grad ihrer Selbständigkeit (p. 487). — 2. Die *Anth.* als niederster oder höchster Typus (p. 488). — 3. Die Abstammung der *Anth.* a) Aus einer hypothetischen Stammform der Bryophyten (p. 490), b) aus einer Gruppe der Hepaticae (p. 490). — Die Stellung von *Notothylas* (p. 491).

III. Die Stellung der Hepaticae im System (p. 491—493).

IV. Die Beziehungen der Hepaticae zu den anderen Gruppen der Bryophyten (p. 493—496). — Die Frage, ob die Hepaticae oder die Musci die ursprünglichere Gruppe seien (p. 494). — Die Anschauung von Wettstein (p. 494), Stützen derselben durch Porsch und Lampa (p. 494). — Ableitung der Musci aus den Hepaticae (p. 495), gegenteilige Ansichten (p. 496).

V. Die Ableitung der Pteridophyten von den Lebermoosen (p. 496—505).

I. Argumente für die Ableitung der Pter. von Bryophyten (p. 496). — 1. Anthoceros und Hymenophyllaceen, Prantl, Lühne (p. 497). — 2. Kienitz-Gerloff (p. 498). — 3. Leitgeb (p. 498). — 4. Nägeli (p. 498). — 5. Velenovský (p. 499). — 6. Underwood (p. 500). — 7. Anthocerot. und Ophioglossaceen, Campbell, v. Wettstein (p. 500).

II. Kein Anschluß der Pter. an die Bryoph. (p. 501). — 1. Delpino (p. 501). — 2. Goebel (p. 502). — 3. G. Klebs (p. 502). — 4. Bonnier (p. 503). — 5. Potonié (p. 503). — 6. H. Schenck (p. 503). — 7. Bower (p. 503). — 8. Lotsy (p. 504). — 9. Hypothese der „Vorvegetation“ v. A. Meyer (p. 504). — 10. Cavers (p. 505). — 11. Benecke (p. 505).

VI. Die Abstammung der Bryophyten von Thallophyten (p. 505—516).

I. Die Coleochaete-Theorie (p. 505—508). — 1. Pringsheim (p. 505). — 2. Leitgeb (p. 506). — 3. Čelakovský (p. 506). — 4. G. Klebs (p. 507). — 5. Oltmanns (p. 507). — 6. Velenovský (p. 507). — 7. J. Sachs; *Coleochaete* als niederstes Glied der Archegoniaten (p. 508).

	pag.
II. Herleitung von einer nicht näher bestimmten Alge (p. 508—512). — 1. Goebel (p. 508). — 2. Nägeli (p. 509). — 3. B. M. Davis, Holferty und F. Lyon (p. 509). — 4. Campbell (p. 509). — 5. F. O. Bower; Sterilisationshypothese (p. 510). — 6. Lotsy (p. 510). — 7. Die Hypothesen von H. Hallier (p. 510).	
III. Ableitung von Phäophyten (p. 512—513). 1. K. Schenck (p. 512). 2. — K. Meyer und Kurssanow (p. 513). — 3. Potonié (p. 513).	
IV. Ableitung der Bryophyten (resp. der Archegoniaten) nicht von Thallophyten (p. 513—516). Ansichten von K. Müller, Delpino, Claussen (p. 513). — Die Hypothese der „Vorvegetation“ von A. Meyer (p. 514). — Tansley und Cavers (p. 514). — v. Wettstein; Erklärung des Generationswechsels durch ein biologisches Prinzip. Gegenteilige Ansicht von Blackman (p. 515).	
Rückblick	516—520

Vorwort.

In neuester Zeit ist das Studium der großen und äußerst vielgestaltigen Pflanzengruppe der Lebermoose nach durch längere Zeit ziemlich geringschätziger Behandlung wieder mit in den Vordergrund des botanischen Interesses gerückt worden, da die Erkenntnis allgemein geworden ist, daß in der richtigen Beurteilung der phylogenetischen Beziehungen der Formen und Formengruppen innerhalb der Hepaticae der Schlüssel zu suchen sei für die Beantwortung einiger der allerwichtigsten und fundamentalsten phylogenetischen Fragen, nämlich nach der Abstammung der Bryophyten und der Ableitung der Pteridophyten, deren Zusammenhang mit den Gymnospermen und Angiospermen uns gegenwärtig längst nicht mehr eine bloße Hypothese, sondern zu einer wissenschaftlich fest begründeten Tatsache geworden ist. Es handelt sich hier also um Probleme von grundlegender Bedeutung für das Verständnis der höheren Pflanzen, die den Charakter der Vegetation der gegenwärtigen Epoche bestimmen und daher das höchste Interesse beanspruchen.

Es ist bisher keine zusammenfassende Darstellung dieser Probleme und der allmählichen Klärung der darauf bezüglichen Anschauungen und Meinungen während eines Zeitraumes von 70 Jahren versucht worden, wie ich mir diese hier zur Aufgabe gestellt habe.

Es sei hier ausdrücklich hervorgehoben, daß es nicht die Absicht der vorliegenden Schrift ist, die Neuerungen auf dem Gebiete der phylogenetischen Systematik der Hepaticae und den Wandel der

oft sich scharf widersprechenden phylogenetischen Anschauungen in chronologischer Reihenfolge zu verzeichnen, sondern es sollte untersucht werden, welche Neuerungen sich, gemessen an dem Maßstabe des gegenwärtig vorliegenden Tatsachenmaterials, als ein Fortschritt auf der Bahn der Erkenntnis erwiesen haben, und bei welchen dies nicht der Fall gewesen ist. Ferner sollte gezeigt werden, auf welche morphologische und phylogenetische Ideen die einzelnen Neuerungen zurückzuführen sind und sollten die Quellen dieser Ideen aufgedeckt werden, d. h. es sollte ihr Urheber ermittelt werden.

Die Schwierigkeiten, die sich der Lösung dieser Aufgabe gegenüberstellen, bestehen zunächst darin, daß die gesamte, sehr umfangreiche Literatur über alle Richtungen der Hepaticologie (also nicht allein die rein systematische, sondern auch die floristische, biologische, morphologische usw.) zu berücksichtigen war, deren vollkommene Beherrschung wohl kaum einem Botaniker gelingen dürfte, der nicht ein sehr erfahrener Spezialist auf dem Gebiete der Hepaticologie ist¹⁾. Außerdem mußten genau gesichtet werden die Werke über allgemeine Morphologie, Entwicklungsgeschichte, die großen Handbücher usw. und die in letzter Zeit zu einem mächtigen Wust angewachsene (überwiegend englische) Literatur über Phylogenie, wobei sich die große Schwierigkeit ergab, daß die Ansichten der Autoren oft mühsam rekonstruiert werden mußten, da sie nicht in klarer Form oder ganz gelegentlich bei Besprechung ganz anderer Gegenstände geäußert sind, wo man sie nicht suchen möchte.

Die Umstände schienen es zu rechtfertigen, daß ich, oft nicht ohne erhebliche Mühe, wo nur irgend möglich, die Sätze, worin die Ansichten des betreffenden Autors am präzisesten ausgesprochen sind, in den Schriften aufzusuchen und diese Sätze zumeist wörtlich zu zitieren bestrebt war²⁾.

¹⁾ Der Hauptgrund dafür liegt in der wohl nicht eben sehr glücklichen Eigentümlichkeit der Publikationsweise in der Hepaticologie, die in anderen Spezialfächern der Botanik kaum ein Analogon hat, daß oft hochwichtige organographische und systematische Daten in ganz unscheinbaren Arbeiten über einzelne Arten und Gattungen, in floristischen Schriftchen, ja selbst in Scheden und Mantissen zu Exsiccatenwerken enthalten sind, wo sie der dem Gegenstande fernerstehende nicht vermutet, und sie daher fast mit Sicherheit übersehen muß.

²⁾ Ich weiß sehr wohl, daß manche Fachgenossen eine Abneigung haben gegen das wörtliche Zitat aus fremden Schriften. Es wäre mir ja leicht gewesen, die Ansichten der Autoren mit meinen Worten zu formulieren; ich glaubte aber der guten Sache in diesem Falle damit nicht zu dienen, da ich hätte an Kürze meistens nichts gewinnen können und so jede Unklarheit vermieden ist; außerdem ist künftigen Forschern, die sich mit diesem Gegenstande befassen müssen, die große Mühe des Aufsuchens der Originalstellen erspart. — Es schien auch unvermeidlich, bei Be-

Die Begründungen der betreffenden Ansichten, die oft recht kompliziert und langatmig sind, durften natürlich nicht vollinhaltlich in die vorliegende Arbeit aufgenommen werden. Jedenfalls habe ich aber überall auf Einsicht in das Original beruhende, ganz genaue Zitate gegeben, wo man im Bedarfsfalle leicht und bequem das Nähere einsehen kann. Dabei sei bemerkt, daß nur die Schriften in der vorliegenden Arbeit zitiert wurden, worauf der Text unmittelbar Bezug nimmt, keineswegs aber alle, deren Einsichtnahme für ihre Ausführung nötig war.

Wenn ein oder die andere Erscheinung der allerneuesten Literatur nicht berücksichtigt sein sollte, so möge man als Entschuldigung gelten lassen, daß die vorliegende Arbeit am Ende des zweiten Jahres des Weltkrieges entstanden ist, währenddessen uns die wissenschaftlichen Publikationen nur lückenhaft zugekommen sind.

Wien, am 8. Juni 1916.

Der Verfasser.

I. Die Synopsis Hepaticarum (1844—47).

Als Ausgangspunkt für unsere Betrachtungen ergibt sich sozusagen selbstverständlich die **Synopsis Hepaticarum** von Gottsche, Lindenberg und Nees von Esenbeck¹⁾, da sie das erste vollständigere Werk über die Hepaticae ist, welches einen Einblick in den Formenreichtum der Gruppe ermöglichte. Ein umfassendes System der Lebermoose war auf die Kenntnis der europäischen Formen²⁾ allein unmöglich auszubauen und exotische Arten, die gerade in dieser Gruppe so außerordentlich wichtig sind, waren bis dahin nahezu unbekannt. Dieses Werk hat mit einem Schlage die Wissenschaft mit mehreren hundert exotischen, z. T. von den europäischen äußerst verschiedenen Formen bekannt gemacht und so war zum ersten Male die Möglichkeit gegeben, die Gruppen des Systems mit einem realen Inhalte auszufüllen und ihnen dadurch eine präzise Definition und Abgrenzung zu geben. Es ist nun eine im

sprechung der einzelnen Systeme ein Schema derselben in den Text aufzunehmen, an dessen Hand die Neuerungen zu erläutern waren; auch geschah dies im Interesse derjenigen Leser, welchen die Originalschriften nicht leicht bei der Hand sind, um ihnen einen bequemen Vergleich der Systeme zu ermöglichen.

¹⁾ Erschienen in 5 Faszikeln: I. (p. 1—144) 1844, II. (p. 145—304) 1845, III. (p. 305—464) 1845, IV. (p. 465—624) 1846, V. (p. 625—834) 1847.

²⁾ Diese hatten allerdings schon früher eine eingehende Bearbeitung gefunden, hauptsächlich durch das klassische Werk von Nees von Esenbeck, *Naturgeschichte der europäischen Lebermoose*. 4 Bände (1833—1838).

höchsten Grade erstaunliche Tatsache, daß die Autoren der Syn. Hep. bei der Fülle der Formenkenntnis, die ihnen gegenüber früheren Botanikern zur Verfügung stand, nicht dazu genötigt waren ein ganz neues System der Hepaticae aufzustellen, sondern daß sie das auf den geradezu ärmlichen Fundus instructus der damaligen Gattungs- und Artenkenntnis aufgebaute System von Stephan Endlicher¹⁾ nahezu unverändert übernehmen konnten, da sich zeigte, daß sich die Masse der neuen Gattungen und Arten leicht den von Endlicher geschaffenen Gruppen einordnete. Es dürfte kaum einen schlagenderen Beweis geben für das später wohl nie wieder erreichte systematische Genie dieses großen Gelehrten!

Ich gebe hier zunächst ein Schema der Grundzüge des Systems der Syn. Hep. ohne dabei auf Art- und Gattungsbegrenzung und das Verhältnis der „kleinen Einheiten“ untereinander Rücksicht zu nehmen.

System der **Synopsis Hepaticarum.**

Tribus I. Jungermanniae.

Hemicyclum I. Foliosae.

Subtribus 1. Gymnomitria [$\dagger$ *Haplomitrium*, *Gymnomitrium*, *Sarcoscyphus*, *Alicularia* ²⁾].

„ 2. Coelocauls [*Gottschea*].

„ 3. Jungermannideae [*Plagiochila*, $\dagger$ *Scapania*, *Jungermannia* (Mischgattung, zum großen Teil in andere Gruppen gehörig!), $\dagger$ *Sphagnocetis*, *Liochlaena*, *Pleuranthe* (= *Harpanthus*), *Lophocolea*, *Harpanthus*, *Chiloscyphus*, *Gymnoscyphus* (delend.)].

„ 4. Geocalyceae [4 Gattungen. — Gruppe unnatürlich].

„ 5. Trichomanoideae [*Calypogeia*, *Lepidozia*, *Mastigobryum*, *Micropterygium*, $\dagger$ *Physotium*].

„ 6. Ptilidieae [*Trichocolea*, *Polyotus*, *Sendtnera*, *Ptilidium*].

„ 7. Platyphylleae [$\dagger$ *Radula*, *Madotheca*].

„ 8. Jubuleae [natürl. Gruppe!].

Hemicyclum II. Frondosae.

Subtribus 1. Codonieae [*Fossombronia*, *Androcryphia*, *Petalophyllum*, $\dagger$ *Zoopsis*].

„ 2. Diplomitrieae [*Steetzia* (= *Blyttia*)].

¹⁾ Pupliziert ist das System in: Genera Plantarum (1836—40), Suppl. I, p. 1337—1344, Suppl. II (1842), p. 1—3, Enchiridion Botanicum (1841), p. 24—28. — Dieses System von Endlicher war seinerzeit wohl so allgemein bekannt, daß die Syn. Hep. glaubte, nirgends auf die Quelle ihres Systems hinweisen zu müssen.

²⁾ Ich habe die Gattungen in [Klammer] beigefügt zur raschen Orientierung über die Umgrenzung der Gruppen nach der Auffassung der Verf. der Syn. Hep. — Den Gattungen, die nach unseren gegenwärtigen Anschauungen nicht in den betreffenden Verwandtschaftskreis gehören, habe ich ein $\dagger$ vorangesetzt.

Subtribus 3. Haplolaeneae [$\dagger$ *Symphyogyna*, *Pellia*, *Blasia*].

„ 4. Aneureae [*Aneura*].

„ 5. Metzgerieae [*Metzgeria*, *Podanthe*].

Tribus II. Monocleae [$\dagger$ *Calobryum*, *Monoclea*].

„ **III. Marchantieae.**

Subtribus 1. Lunularieae [*Lunularia*, $\dagger$ *Plagiochosma*].

„ 2. Jecorariae [Fast alle *March.*]

„ 3. Targionieae [*Targionia*, *Cyathodium*].

Tribus IV. Anthoceroeteae [*Dendroceros*, $\dagger$ *Blandowia*, *Anthoceros*, *Notothylas*].

„ **V. Riccieae** [$\dagger$ *Duriaea* (= *Riella*), $\dagger$ *Sphaerocarpus*, $\dagger$ *Corsinia*, *Oxymitra* (= *Tessellina*), *Riccia*].

Die Neuerungen des Systems der Syn. Hep. gegenüber dem von Endlicher beziehen sich auf folgende wenige Punkte: 1. Das Syst. von Endl. ist aufsteigend, daher die Anordnung in verkehrter Folge. 2. Bei Endl. stehen *Monoclea* und *Cladobryum* (= *Calobryum*) unter den *Anthoceroeteae*, in Syn. Hep. bilden sie eine eigene Tribus: *II. Monocleae*. 3. Die Ord. XIX. *Targioniaceae* Endl. ist in Syn. Hep. als Subtribus zu den *Marchantieae* gezogen und außer dieser werden daselbst noch zwei Subtr. unterschieden, die bei Endl. nicht vorkommen. 4. In den *Jungerm.* sind die Syn. Hep. neu hinzugekommen: Subt. 2. *Coelocaulales* und 7. *Platyphyllae* (bei Endl. mit *Jubuleae* vereinigt!), eingezogen ist dagegen die Trib. *Mastigophoreae* Endl. und mit den *Ptilidieae* vereinigt. Im übrigen ist das System Endlicher's unverändert geblieben.

1. Dieses System der Syn. Hep. ist kein künstliches, denn es gründet sich durchaus auf den Grundgedanken der natürlichen Verwandtschaft der zu kleineren und größeren Einheiten vereinigten Formen. Dabei wird die engere oder weitere Verwandtschaft aber nur aus größeren oder geringeren morphologischen Übereinstimmungen erschlossen und zumeist nur auf möglichst wenige, den Verfassern besonders wichtig erscheinende Merkmale Rücksicht genommen.

2. Es ist ein „absteigendes“ System, d. h. von den nach Ansicht der Verf. höchsten Formen zu den niederen geradlinig vorschreitendes.

3. Wenn man dieses System nach unseren gegenwärtigen Anschauungen beurteilt, so ergeben sich eine Reihe von Unvollkommenheiten.

a) Es stellt fünf gleichwertige Hauptgruppen (Tribus) auf, von denen die II. (**Monocleae** bestehend aus *Calobryum* und *Monoclea*) eine unnatürliche ist.

b) Die engen Beziehungen zwischen *Marchantieae* (Trib. III.) und *Riccieae* (V.) sind noch nicht erkannt, ja es sind sogar die *Anthocero-teae* (IV.) dazwischen geschoben.

4. Die Trib. I. *Jungermannieae* wird zunächst in ganz korrekter Weise in I. *Foliosae* und II. *Frondosae* geteilt, die nach den angeführten Gattungen sich fast genau mit den *Jung. acrogynae* und *J. anacrogynae* decken. Nur die Gattungen *Haplomitrium*¹⁾ in Subtr. 1. *Gymnomitria* und *Zoopsis* bei den *Frondosae* sind ein Fehlgriff.

Geradezu verblüffend äußert sich aber der scharfe Blick der Verf. der Syn. Hep. für natürliche Verwandtschaften u. a. in folgenden Punkten: Die Subtrib. *Geocolyceae*²⁾ wird begründet auf das Vorhandensein eines Fruchtsackes (Perigynium) und dennoch wird die Gattung *Calypogeia*, die auch dieses Merkmal aufweist, nicht dazu gerechnet, sondern zu den *Trichomanoideae* neben *Lepidozia*, *Mastigobryum*, *Micropterygium*³⁾, mit denen sie tatsächlich innig verwandt ist. — Der zweite Fall ist noch überraschender: Die Gattungen *Fossombronina*, *Androcryphia* und *Petalophyllum* werden, obwohl sie „folios“ sind, zu den *Frondosae* (= *Jung. anacrogynae* Leitgeb) gestellt, wo sie nach den viel späteren, von ganz anderen Gesichtspunkten ausgehenden Untersuchungen von Leitgeb tatsächlich ihre natürliche Stelle haben.

Weiter auf Übereinstimmungen und Unstimmigkeiten mit unseren gegenwärtigen Anschauungen bezüglich der Umgrenzung der Subtribus der *Jungermannieae* und *Marchantieae* soll hier nicht eingegangen werden. Man möge eines der neueren Systeme mit dem Schema des Systems der Syn. Hep. (auf p. 393) vergleichen und zur leichteren Orientierung die in Klammer beigefügten Gattungsnamen berücksichtigen, wobei ich die nicht in die betreffende Verwandtschaftsgruppe gehörigen Gattungen mit vorgesetztem † kenntlich gemacht habe.

Eine besondere Erwähnung erheischen die *Riccieae*, welche sich aus folgenden Gattungen zusammensetzen: 1. *Duriaca* (= *Riella*), 2. *Sphaerocarpus*, 3. *Corsinia*, 4. *Oxymitra* (= *Tessellina*), 5. *Riccia*. — Nur 4. u. 5. gehören sicher zu den *Riccieae*, 3. zu den *Marchant.*, 1. u. 2. sind später ebenfalls davon getrennt worden, aber noch neuere Forscher (z. B. Leitgeb, Goebel) nehmen phylogenetische Beziehungen zu den *Ricc. an*.

5. Die Umgrenzung und Gliederung der Gattungen ist in der Syn. Hep. z. T. noch eine recht unnatürliche, obwohl einige Gattungen schon ganz vorzüglich abgegrenzt sind und in derselben Fassung noch heute aufrecht erhalten werden können. Als Beispiel

¹⁾ Die nahe Verwandtschaft dieser Gattung mit *Calobryum*, die einer ganz anderen Tribus (*Monocleae*) beigezählt wird, ist ebenfalls nicht erkannt worden.

²⁾ Dieses ist übrigens keine „natürliche“ Gruppe, wie spätere Forschungen zeigten.

³⁾ Hier wird allerdings fälschlich auch *Physiotium* (= *Pleurozia*) angereicht, die den anderen Gattungen gewiß ferne steht.

solcher unnatürlicher Mischgattungen aus ganz heterogenen Elementen möchte ich *Jungermannia* hervorheben. Die 189 Arten der Syn. Hep. gehören, soweit sie nicht ganz einzuziehen waren, nicht weniger als 32 verschiedenen Gattungen¹⁾ nach unserer gegenwärtigen Auffassung an, von denen einige bereits in der Syn. Hep. aufgestellt sind, und diese 32 Gattungen verteilen sich auf fünf verschiedene Gruppen (Familien) der *Akrogynen Jungerm.* (*Epigonanthae*, *Trigonanthae*, *Cephaloziellaceae*, *Ptilidiaceae*, *Scapaniaceae*). Die Gattung *Jungermannia* im Sinne der Syn. Hep. ist also ein ganz unmögliches Formengemisch.

Als zweites Beispiel sei hier nur noch auf die ganz unnatürlichen Gattungen: *Phragmicoma*, *Omphalanthus* und *Lejeunea* unter den Jubuleen hingewiesen, die erst viel später von R. Spruce geklärt wurden, der die *Lejeuneaceae* als Gattung *Lejeunea* zusammenfaßte und in 37 Subgenera zerlegte, die ich dann später (Nat. Pflf.) unter teilweisen nötig gewordenen Namensänderungen als Gattungen aufstellte²⁾.

Endlich muß noch erwähnt werden, daß einige Gattungen, die in die Syn. Hep. Eingang gefunden haben, später als ganz fehlerhaft völlig aufgelassen werden mußten; außer der schon erwähnten *Jungermannia*, die in gewissem Sinne auch hierher gehört, sind es folgende: 1. *Pleuranthe*, ist *Harpanthus Flotorianus*³⁾. 2. *Gymnoscyphus*, ist *Aplozia pumila*⁴⁾. 3. *Phragmicoma*, ein heterogenes Formengemisch. 4. *Podanthe*, ein Kunstprodukt aus einem frondosen Lebermoos (*Riccia*?) und einem foliosen (*Symphyomitra Drummondii*). 5. *Rhacotheca*, gehört zu *Fimbriaria*. 6. *Blandowia*, ist eine Blütenpflanze (Podostemaceae).

6. Wichtig ist es den **Speziesbegriff** der Syn. Hep. klarzulegen. Den Verfassern gilt das als Spezies, was sich von den ähnlichen

¹⁾ Es sind, soweit ich das feststellen kann, folgende: *Diplophyllum*, *Scapania* — *Sphenobolus*, *Gymnanthe*, *Anastrophyllum*, *Jamesoniella*, *Lophozia*, *Nardia*, *Aplozia*. *Lophozia*, *Southbya*, *Symphyomitra*, *Gymnomitrium*, *Anastrepta*, *Apotomanthus*. *Clasmatocolea*, *Leptoscyphus* (inkl. *Mylia*), *Lophocolea*, *Harpanthus*. — *Cephalozia*, *Nowellia*, *Lembidium*, *Hygrobella*, *Calypogeia*, *Lepidozia*, — *Cephaloziella*, *Prionobolus*. — *Blepharostoma* (inkl. *Temnoma*), *Chandonanthus*, *Anthelia*, *Herpocladium*. *Isotachis*.

Ich habe später (Hep. in Nat. Pflanzenf., p. 82) gezeigt, daß die Gattung *Jungermannia* überhaupt nicht existenzberechtigt ist, da keine einzige von Linné dahingestellte Pflanze dieser Gattung angehört und habe vorgeschlagen, sie ganz aufzulassen. Der durch liebgewordene Gewohnheit eingebürgerte Name war aber nicht so leicht auszurotten, so daß spätere Autoren ihn wenigstens für eine der natürlichen Gruppen retten wollten; einige konservierten ihn für die Gattung *Lophozia*, *Stephani* (Spec. Hep.) übertrug ihn auf eine andere Gattung: *Aplozia*, was im Interesse klarer Verständigung nicht eben sehr zweckdienlich war.

²⁾ Gegenwärtig ist die Zahl derselben noch bedeutend vermehrt worden.

³⁾ Nicht *H. scutatus*, wie *Stephani* im Spec. Hep. III, 2, p. 193 angibt!

⁴⁾ Von mir nach dem Orig.-Ex. nachgewiesen (vgl. Schiffner, Bryol. Fragm. II. in Öst. Bot. Zeit. 1904.

(nächst verwandten) Formen durch eine ihnen genügend scheinende Summe morphologischer Merkmale unterscheidet; das Maß der morphologischen Unterschiede ist also entscheidend. Geringere Unterschiede, die das geforderte Maß nicht erreichen, bedingen dann innerhalb polymorphen Arten die Abgrenzung von Formen und Unterformen, die mit Namen belegt und durch verschiedene Buchstaben, Ziffern und Zeichen künstlich und oft ziemlich willkürlich gruppiert werden.

Es ist klar, daß diese Auffassung des Speziesbegriffes zu keiner wissenschaftlich befriedigenden Umgrenzung der „kleinen systematischen Einheiten“ führen konnte. Es wurden auf diese Weise sehr häufig Formen, die zusammengehören, auseinandergerissen und noch viel häufiger heterogene Dinge zu einer Art verschmolzen, wobei allerdings auch die mangelhaften Instrumente und noch nicht gut ausgebildeten Untersuchungsmethoden mit eine große Rolle spielen.

Es sei hier nur auf einen sich daraus ergebenden prinzipiellen Irrtum der Syn. Hep. hingewiesen, der auch in der Folgezeit den Fortschritt in der Systematik der Lebermoose wesentlich hemmte; es ist der Umstand, daß die Syn. Hep. (und ihre Nachfolger) den einzelnen Arten eine ganz riesige (nahezu unbegrenzte) geographische Verbreitung beimaßen, was sich später als ein schwerwiegender Irrtum herausgestellt hat, worauf an anderer Stelle noch zurückzukommen sein wird.

Wenn wir unser Urteil über die Leistung der Synopsis Hepaticarum zusammenfassen, so ergibt sich, daß dieses Werk trotz aller hervorgehobenen Mängel und Unvollkommenheiten, die uns heute vollkommen verständlich und entschuldbar, ja zum größten Teile geradezu notwendig erscheinen, ein sicheres Fundament bildet, worauf spätere Forschungen in der Systematik der Lebermoose erfolgreich weiterbauen konnten.

II. Die unmittelbaren Nachfolger der Synopsis Hepaticarum und die Systematik der „kleinen Einheiten“.

Zum Verständnis des folgenden Gedankenganges ist es notwendig, eine allgemeine Bemerkung vorausszuschicken. Wenn man die Entwicklung der Systematik einer großen Pflanzengruppe klar überblicken und richtig beurteilen will, so muß man drei Faktoren streng auseinanderhalten und besonders betrachten, obwohl sie tatsächlich in enger Wechselbeziehung stehen und sich gegenseitig beeinflussen und bedingen: 1. Die Systematik der sog. „kleinen Einheiten“, d. i. die Feststellung der Arten und ihrer Formenkreise und die Ver-

einigung derselben zu natürlichen Gattungen. — 2. Der Ausbau des Gesamtsystems der Pflanzengruppe in seinen großen Zügen, nämlich die Vereinigung der natürlich verwandten Gattungen zu größeren Gruppen (Familien, Unterf. usw.), die Zusammenfassung der letzteren zu noch höheren Einheiten und die Anordnung der gewonnenen Gruppen nach Maßgabe der jeweiligen Erkenntnis der phylogenetischen Zusammenhänge. — 3. Die Stellung der betreffenden Gesamtgruppe im System des ganzen Pflanzenreichs, d. i. die Erforschung ihrer phylogenetischen Beziehungen zu den anderen großen Gruppen des Pflanzenreichs.

Die auf den ersten der drei Faktoren bezugnehmende Arbeitsrichtung könnte man vulgär als „systematische Kleinarbeit“ bezeichnen; sie verfolgt als nächstes Ziel die Förderung der „Formenkenntnis“, die ihrerseits die weitaus wichtigste Grundlage für den Ausbau des natürlichen Systems in seinen großen Zügen bildet, welches Endziel ausschließlich nur auf induktivem Wege, ausgehend von den durch die „systematische Kleinarbeit“ gewonnenen Tatsachen, erreicht werden kann. Es ergibt sich daraus die fundamentale Notwendigkeit dieser Arbeitsrichtung für die Lösung der beiden wichtigsten Probleme der systematischen Botanik: die Erkenntnis der phylogenetischen Beziehungen der pflanzlichen Organismen (natürliches System) und deren Verbreitung auf der Erde. Weiter ist es auch klar, daß diese Arbeitsrichtung ganz andere Methoden anwenden muß, als die auf den Ausbau des Systems als Ganzes gerichtete¹⁾.

¹⁾ Die einzig mögliche Methode in der systematisch so außerordentlich schwierigen Gruppe der *Hepaticae* (es ist wohl die schwierigste des ganzen Pflanzenreichs!) zu einer befriedigenden Formenkenntnis zu gelangen, besteht darin, eine sehr große (womöglich nach Hunderttausenden zählende) Anzahl von Exemplaren von den verschiedensten Standorten genau zu untersuchen, nicht nur ihre morphologischen, sondern auch ihre anatomischen Merkmale (ohne letztere ist ja bekanntlich bei den Lebermoosen eine sichere Unterscheidung der Formen einfach unmöglich!) festzustellen und sie untereinander sorgfältigst zu vergleichen, um das Zusammengehörige zu vereinigen und das Heterogene zu trennen. Zu dieser unendlich mühevollen Tätigkeit ist aber nebst einer persönlichen Veranlagung, die nicht jeder Forscher besitzt, unerlässlich, ein unermüdlicher Fleiß, eine nur durch Jahrzehnte lange intensive Beschäftigung mit dem Gegenstande zu erlangende Erfahrung, eine genaue Kenntnis der äußerst umfangreichen und sehr zerstreuten Literatur, ein großes Vergleichsmaterial, welches sich der Einzelne zumeist mit Aufwand von viel Mühe, Zeit und Geldmitteln allmählich verschaffen muß, und endlich eine große Geschicklichkeit im Präparieren und im Zeichnen mit dem Prisma (jeder bessere Lebermooskenner besitzt Hunderte und Tausende von „unpublizierten“ Detailzeichnungen, die ihm ein unentbehrliches Hilfsmittel bei seinen Studien bieten). Diese unsäglich mühsame und aufopferungsvolle wissenschaftliche Tätigkeit wird in neuerer Zeit vielfach sehr wenig gewürdigt und daher nur noch von ganz wenigen Forschern gepflegt, die fest überzeugt sind von der unbedingten Notwendigkeit

Obwohl bezüglich der „Formenkenntnis“ gerade innerhalb der Gruppe der Hepaticae bereits erstaunlich viel geleistet ist, so weiß doch jeder Hepaticologe, daß auch heute noch dieselbe einer Vervollständigung und Vertiefung bedarf, also die darauf gerichteten wissenschaftlichen Bestrebungen nicht nur für die unmittelbare Folgezeit auf die Syn. Hep. notwendig und berechtigt waren, sondern es auch noch gegenwärtig vollauf sind. Darum soll dieser Teil der Systematik der Lebermoose, den ich als „Systematik der kleinen Einheiten“ bezeichnet habe, absehend vom historischen Gesichtspunkte, gleich in diesem Abschnitte im Zusammenhange behandelt werden.

Wenn wir von den unmittelbaren Nachfolgern der Syn. Hep. ausgehen, so ist hier nochmals darauf hinzuweisen, daß es sich nicht um die historische und kritische Darstellung aller Leistungen auf dem Gebiete der Hepaticologie handelt¹⁾, sondern um die Klarlegung der Richtungen der systematischen Forschung. Es hatten diese Forscher ganz richtig erkannt, daß zunächst das System als solches insolange nicht zu verbessern sei, als nicht die noch mangelhafte

dieser Arbeitsweise zur Erreichung der Ziele, welche sich die moderne Systematik gestellt hat. Der Grund liegt darin, daß sich der Wissenschaft in letzter Zeit Arbeitsrichtungen eröffnet haben, die zu einem rascheren (und möglicherweise auch größeren) Erfolge führen und daher besonders jüngere Kräfte mehr anziehen, wogegen kein Einwand erhoben werden kann, denn jede Tätigkeit, welche die Wissenschaft fördert, ist wertvoll und berechtigt. Es muß aber entschieden dagegen Stellung genommen werden, daß manche Vertreter dieser modernen Richtungen in gänzlicher Verkenennung des Tatbestandes der Meinung sind, daß in der Aufklärung der „kleinen systematischen Einheiten“, die ja das hauptsächlichste Tatsachenmaterial für weitergehende systematische (phylogenetische) Forschungen bildet, schon ein befriedigender Abschluß erreicht sei und daher die darauf bezügliche Forschungsrichtung für längst überlebt und nicht mehr existenzberechtigt halten und aus diesem Grunde oder vielfach auch zur Beschönigung des Umstandes, daß sie selbst diese Richtung nicht pflegen wollen oder aus irgendeinem Grunde nicht pflegen können, dieselbe als eine minderwertige Handlangerarbeit ansehen, während sie die selbstgepflegte Richtung als die für die Wissenschaft allein ersprießliche glorifizieren. Jeder unparteiisch Denkende wird zugeben müssen, daß durch eine derartige einseitige Beurteilung oder vielmehr Verurteilung dem Fortschritte der Wissenschaft, welcher das einzige Ziel eines jeden ehrlichen Forschers sein muß, sehr schlecht gedient ist. — Um etwaigen Mißverständnissen vorzubeugen, sei ausdrücklich bemerkt, daß sich diese polemischen Bemerkungen absolut nicht gegen eine Forschungsrichtung wenden, sondern ausschließlich an Personen, die Grund zu haben glauben, dieselben auf sich zu beziehen.

¹⁾ Eine sehr vollständige derartige Darstellung besitzen wir übrigens in der sehr wertvollen Schrift von Gottsche, Übersicht und kritische Würdigung der seit dem Erscheinen der Synopsis Hepaticarum bekannt gewordenen Leistungen in der Hepaticologie (Beilage z. Bot. Zeit. 1858). Diese Arbeit, auf die hier verwiesen werden kann, enthält auch eine kritische Neubearbeitung der *Anthocerotae* durch Gottsche. — Man vgl. auch: Underwood, Recent work in systematic Hepaticology (Bot. Gazette 1892, p. 218—220).

Formenkenntnis in quantitativer und qualitativer Beziehung eine wesentliche Vervollkommnung erfahren hätte.

Naturgemäß richtete sich zunächst das Augenmerk auf die Ausgestaltung der Formenkenntnis in quantitativer Beziehung, indem sofort erkannt wurde, daß in der Syn. Hep. nur ein kleiner Teil der tatsächlich auf der Erde vorhandenen Lebermoose beschrieben ist¹⁾. Den bisher so wenig gewürdigten Organismen wurde mehr Beachtung geschenkt von seiten der Forschungsreisenden und so lagen bald aus allen Teilen der Erde wertvolle Kollektionen vor, die von tüchtigen Kennern bearbeitet und beschrieben wurden.

Durch diese hauptsächlich deskriptive Tätigkeit machten sich in erster Linie folgende Forscher verdient: in Deutschland K. M. Gottsche, in England Wm. Mitten, in Frankreich C. Montagne, in Holland Van der Sande Lacoste, in Italien De Notaris.

Biographische Notizen: Karl Moritz Gottsche, einer der Mitarbeiter der Syn. Hep. und einer der kenntnisreichsten, vielseitigsten und scharfsichtigsten Hepaticologen und der Begründer der modernen Hepaticologie. Geb. 3. Juli 1808 zu Altona, war praktischer Arzt in Altona, gest. 28. Sept. 1892. Er war auf allen Gebieten der Lebermooskunde tätig (auch der Organographie und entwicklungsgeschichtlichen Anatomie), er war durch etwa fünf Dezennien der beste Kenner der exotischen Lebermoose und auch um die Aufklärung der europäischen Formen höchst verdient. Seine nach Tausenden zählenden, unübertrefflichen Handzeichnungen (jetzt im Besitze des botan. Mus. Berlin) sind das wichtigste Dokument für die Formenkenntnis der Hepaticae, aber leider zum größten Teile unpubliziert geblieben. (Biographien mit Schriftenverz. von Stephani in Hedw. 1892, von Underwood in Bot. Gazette 1892 und von J. B. Jack in Ber. deut. Bot. Ges. 1893).

Will. Mitten, geb. zu Hurstpierpoint (Sussex) 30. Nov. 1819, war pharmazeutischer Chemiker, gest. 20. Juli 1906. Er bearbeitete durch mehr als 50 Jahre nahezu alle aus den britischen Kolonien nach England gebrachten Lebermooskollektionen, zumeist in den großen Reisewerken der Expeditionen in rein deskriptiver Weise (Biographie mit Schriftenv. von W. E. Nicholson in Bryologist 10. Jan. 1907).

Jean Fr. Camille Montagne. Geb. zu Vaudoy 15. Febr. 1784, gest. zu Paris 5. Jan. 1866. Vielseitiger Kryptogamenforscher; beschrieb auch eine große Anzahl exotischer Hepaticae (zusammengefaßt in: Sylloge generum spec. cryptogam.

¹⁾ Wie berechtigt diese Annahme war, geht aus der Gegenüberstellung der Zahlen der Arten einiger in ihrem Umfange wenig geänderter Gattungen hervor, die den Zustand der Syn. Hep. und unsere gegenwärtige Kenntnis (nach Stephani, Species Hepaticarum) darlegen:

Syn. Hep. Gatt.	<i>Metzgeria</i> 8 Arten (davon 4 zu <i>Aneura</i>) also	4	Stephani:	64
„	<i>Aneura</i> 9 (+ 4 bei <i>Metzgeria</i> beschriebene) also	13	„	151
„	<i>Plagiochila</i> 184		„	779
„	<i>Scapania</i> 20 (nach Ausschluß d. nicht hergehörigen)		„	78
			(Müller, Monogr. Scap. 65)	
„	<i>Radula</i> 40		Stephani:	220
„	<i>Madotheca</i> 48		„	153
„	<i>Frullania</i> 153		„	655
„	<i>Riccia</i> 43 (davon mindestens 6 einzuziehen) also	37	„	130

1856) und schrieb auch eine Organographie der Hepaticae (1845). — Biographie von P. A. Cap, Paris, Baillière 1866.

C. M. van der Sande Lacoste, Med. Dr. Machte sich um die Erforschung der Hepaticae des malayischen Archipels sehr verdient (Synops. Hepaticar. Javanicarum 1856).

Giuseppe de Notaris. Geb. zu Mailand 5. Apr. 1805, Prof. an der Universität Rom, gest. 22. Jan. 1877. Besonders als Bryologe tätig, bearbeitete Lebermoose aus Südamerika und Borneo. Wichtiger sind seine Schriften über europ. Hepaticae (Biographie in der römischen Zeitung „Opinione“ 1877, Nr. 34, auch in Buchform erschienen im Verlag der Opinione).

Die deskriptive Arbeit bezüglich der exotischen Lebermoose wurde dann fortgesetzt und vielfach auch kritisch vertieft durch Richard Spruce, der seine große, auf elfjährigen Reisen im tropischen Südamerika gesammelte Ausbeute in musterhafter Weise bearbeitete¹⁾. H. W. Pearson (Madagaskar und Süd-Afrika), Caro Massalongo (Fuegia, China, Brasilien), L. Underwood (N.-Amerika), M. A. Howe (Kalifornien), H. W. Arnell und S. O. Lindberg (Sibirien), Gottsche und Goebel (Java), R. A. Bastow (Tasmanien)²⁾. Der Verfasser dieser Zeilen hat ebenfalls seit einigen Jahrzehnten eine sehr große Anzahl neuer Arten exotischer Lebermoose aus den verschiedensten Gegenden der Erde beschrieben³⁾. Al. W. Evans hat viele neue Arten aus N.-Amerika, Florida, Westindien, Japan und Hawaii in ausgezeichneter Weise beschrieben, doch liegt, ebenso wie bei dem Verf. dieser Schrift, in der rein deskriptiven Richtung nicht das Hauptgewicht seiner Tätigkeit, worauf später noch zurückzukommen ist. Kein anderer Forscher hat aber die Formenkenntnis der Hepaticae in quantitativer Beziehung nur annähernd so bereichert, als Franz Stephani, der sich seit etwa 35 Jahren mit rastlosem Fleiße dem Studium der exotischen Hepaticae gewidmet hat und in monographischen Arbeiten über einzelne Gattungen, in zahlreichen Bearbeitungen von Kollektionen aus allen Teilen der Erde und in seinem großen, dem Abschlusse nahen synoptischen Werke: *Species Hepaticarum* (begonnen 1898) die erstaunliche Zahl von mehr als 3000 neuen Arten beschrieben hat.

Bisher war nur von den exotischen Formen die Rede. Die Erweiterung der Kenntnis der europäischen Formen war quanti-

¹⁾ R. Spruce, *Hepaticae of the Amazon and of the Andes of Peru and Ecuador* 1885. Auf dieses wichtige Werk wird später noch zurückzukommen sein. — Er bearbeitete auch Kollektionen von den Antillen und aus Bolivia.

²⁾ In *Papers and Proc. Roy. Soc. of Tasmania* 1888. — Die Bearbeitung ist mangelhaft; die meisten der zahlreichen neuen Arten mußten eingezogen werden.

³⁾ Die vom Verf. auf seinen beiden Tropenreisen nach Indien und Brasilien gesammelten Hepaticae sind die reichhaltigsten und vollständigsten Kollektionen von tropischen Lebermoosen, die nach Europa gebracht wurden. Ein Teil der ersteren ist bereits publiziert, der Rest in Bearbeitung genommen. Es wird später nochmals bei anderer Gelegenheit davon die Rede sein.

tativ naturgemäß nicht bei weitem so lückenhaft¹⁾ und ist z. T. auf ganz anderem Wege ausgebaut worden und werde ich darüber später noch kurz berichten. Wir wollen uns gleich dem zweiten Hauptpunkte zuwenden: der Vervollständigung der Formenkenntnis in qualitativer Hinsicht. Da die Syn. Hep. bezüglich der europäischen Arten und Gattungen in ihrem Umfange und ihrer Gliederung vollständig auf dem Standpunkte von Nees, Naturg. der europ. Lebermoose stehen geblieben ist und diesbezüglich nur einen Auszug aus diesem klassischen Werke bietet, so wollen wir zunächst wieder von den exotischen Formen ausgehen.

Die diesbezüglichen, schon oben erwähnten Mängel der Syn. Hep., die auch z. T. noch von deren Nachfolgern gelten, sind hauptsächlich auf zwei Punkte zurückzuführen: 1. Auf die häufig sehr mangelhafte Beschreibung der Arten und 2. auf eine unrichtige Auffassung des Speziesbegriffes.

1. Wenn man von der Mangelhaftigkeit der damaligen Mikroskope und der Untersuchungsmethoden ganz absieht, so waren Lebermoosmaterialien aus fernen Ländern eine sehr rare und wertvolle Sache und es wurde selbst das elendeste Fragment hoch geschätzt und zur Basis für eine neue Art benutzt, wie jedermann weiß, der die alten Original Exemplare studiert hat. Dazu fehlte noch die Erfahrung, welche Merkmale innerhalb jeder Gattung von Wichtigkeit sind²⁾. Die Erkenntnis, daß es bei den Lebermoosen, zumal in nach Hunderten von Arten zählenden Gattungen, einfach unmöglich ist, die Unterschiede mit dem bloßen Worte wiederzugeben, da keine Sprache der Welt dazu nur annähernd ausdrucksfähig genug ist, daß also Abbildungen oder noch besser Herbarexemplare dazu unerlässlich sind, um eine beschriebene Art sicher wieder zu erkennen, ist alt und war schon von den Autoren der Syn. Hep. erfaßt worden, blieb aber wegen des leidigen Kostenpunktes zum größten Teile ein frommer Wunsch³⁾.

¹⁾ Der Syn. Hep. lagen bereits einige große und für die damalige Zeit sehr vollkommene Werke vor, so u. a.: Lindenberg, Synopsis Hepat. europ. 1829. — Hooker, British Jungermanniae 1816 (mit prächtvollen Tafeln). — Hübener, Hepaticologia germanica, 1834, und besonders: Nees v. Esenbeck, Naturgeschichte der europ. Lebermoose, 4 Bände, 1833–38.

²⁾ Es hat sich herausgestellt, daß für verschiedene Gattungen durchaus nicht immer dieselben Merkmale ausschlaggebend sind; so bietet z. B. die Beschaffenheit des Perianths und Involucrums bei den Jubuleen die weitaus wichtigsten Spezies- und Gruppenmerkmale, während diese Verhältnisse bei den großen Gattungen *Bazania* und *Radula* kaum von Bedeutung sind.

³⁾ Schon 1889 versuchten Lindenberg und Gottsche die Species Hepaticarum, ein groß angelegtes Tafelwerk, herauszugeben; es ist aber über die Bearbeitung von vier Gattungen nicht hinausgekommen. Es liegt daher für jeden, der sich ernstlich mit dieser Forschungsrichtung befaßt (es sind deren aus begreiflichen

2. Schon aus den bereits erörterten und anderen Gründen mußte sich vielfach eine unrichtige Auffassung des Speciesbegriffes ergeben und so zeigte sich später denn auch, daß in der Syn. Hep. (und den darauffolgenden Arbeiten) nicht selten dieselbe Pflanze mehrfach unter verschiedenen Namen beschrieben ist und noch öfter, daß unter einem Namen mehrere ganz heterogene Dinge vereinigt sind (Misch-Spezies und Misch-Gattungen). Es ist klar, daß diese Unsicherheit der Fundamente der systematischen Forschung einen sehr ungünstigen Einfluß auf die damals so rege deskriptive Tätigkeit ausüben mußte. Die Zahl der zu Unrecht als neu beschriebenen Formen und damit das Sündenregister der Synonymik wuchs in bedrohlicher Weise.

Diesem Übelstande war nur abzuhelpen durch kritische Sichtung und Festlegung des Fundus instructus; es mußten die früher beschriebenen Formen erst aufgeklärt und sozusagen neu für die Wissenschaft gewonnen werden.

Die darauf abzielende Richtung in der „Systematik der kleinen Einheiten“ möchte ich kurz als die „kritische“ oder „aufklärende“ bezeichnen. Der einzig mögliche Weg, den diese Richtung einschlagen kann, besteht in der monographischen Durcharbeitung schwieriger Formengruppen und im Studium der älteren Original-exemplare und deren Beurteilung nach dem Stande der später gewonnenen Erfahrungen und Erkenntnisse. Dieser Weg ist mühevoll, schwierig, überhaupt nicht für jeden Forscher gangbar und ist daher verhältnismäßig spät und von nur wenigen (bezüglich der exotischen Hepaticae, von denen hier zunächst die Rede ist) betreten worden. Den Beginn machte R. Spruce¹⁾, wenn man von gelegentlichen Aufklärungen über einzelne ältere Arten bei Gottsche u. a. absieht²⁾. Einige wichtige Aufklärungen alter Originale brachte auch

Gründen nur sehr wenige¹⁾, die unbedingte Notwendigkeit vor, womöglich jede Art in ihren wichtigen Details mit dem Prisma zu zeichnen und sich selbst so einen Schatz von ganz unentbehrlichem Vergleichsmateriale zu eigenem Gebrauche zu schaffen. In dieser unendlich mühevollen und zeitraubenden Tätigkeit liegt das einzige Mittel zum Erfolge auf diesem Gebiete und sie bildet eine der merkwürdigsten und den Fernerstehenden vielleicht nicht ganz zu verstehende und zu würdigende Eigentümlichkeit im Betriebe dieser Forschungsrichtung. Von den Schätzen der Handzeichnungen Gottsche's ist schon die Rede gewesen. Der Verf. besitzt ebenfalls Tausende von solchen unpublizierten Handzeichnungen und Stephani hat die wichtigen Details von nahezu allen beschriebenen Lebermoosen gezeichnet, durch deren Veröffentlichung sein großes Lebenswerk erst seinen vollen wissenschaftlichen Wert erhalten würde. Leider findet sich zu einer solchen hochwichtigen Publikation weder ein Verleger noch eine Akademie bereit.

¹⁾ R. Spruce, On Anomoclada (J. of Bot. 1876). — On Cephalozia, London 1882. — Hepaticae of the Amazon 1885.

²⁾ Besonders zu erwähnen wäre die Schrift von Gottsche, Pugillus Norvarum Hepaticarum e recensione Herbarii Parisiensis congestus (Ann. sc. nat. 1857).

C. Massalongo in seinen floristischen Schriften über die Magellanländer und China bei. Am intensivsten haben diese Richtung gepflegt F. Stephani¹⁾ und der Verfasser dieser Schrift²⁾; neuerdings hat auch Al. W. Evans dieselbe mit größtem Erfolge aufgenommen und in einer großen Zahl durchwegs erstklassiger Publikationen hauptsächlich die nordamerikanischen Formen in ausgezeichneter Weise aufgeklärt.

Das Studium von Tausenden älterer Original Exemplare der Herbarien Lindenberg (Wien, Hofmuseum), des Berliner Herbars, der Herbarien von Nees (Straßburg), Gottsche (Berlin), Jack (Herbier Boissier) u. a. führte Stephani und den Verfasser gleichzeitig und unabhängig voneinander zur Erkenntnis eines der fundamentalsten Fehler der Syn. Hep. bezüglich des Speziesbegriffs. Die Syn. Hep. nahm eine nahezu unbegrenzte Verbreitungsmöglichkeit der Arten an³⁾. Wir erkannten zuerst, daß es sich dabei um verschiedene Arten handelt und daß bei der Beurteilung

¹⁾ F. Stephani hat in den meisten seiner zahlreichen Schriften über exotische Hepaticae, die hier nicht alle aufgezählt werden können, an der Hand der Orig. Exemplare auch Aufklärungen über ältere Arten gegeben. Es sollen hier nur einige derselben genannt werden, die hauptsächlich diesem Zwecke dienen. Die Gattung *Radula* (Hedw. 1884). — *Hepaticarum species novae vel minus cognitae* (Hedw. 1885, 1886, 1895, 1896). — *Calycularia crispula* Mitt. (Hedw. 1888). — Die Gattung *Lejeunea* im Herbarium Lindenberg (Hedw. 1890). — *Cryptomitrium tenerum* (Bot. Gaz. 1892). — *Colenso's New Zealand Hepaticae* (J. Linn. Soc. 1892). — *Species Hepaticarum*.

²⁾ In diese Kategorie meiner Schriften gehören u. a.: *Hepat. der Gazellen-Expedition 1890*. — *Morph. u. systemat. Stellung von Metzgeriopsis 1893*. — *Üb. exot. Hepaticae* (Nov. Acta 1893). — *Revis. der Gatt. Bryopteris, Thysananthus, Ptychanthus u. Phragmicoma im Herb. des Berliner Museums* (Hed. 1894). — *Krit. Bem. über Marchantia Berteroana* (Ö. bot. Z. 1896). — *Revis. der Gatt. Omphalanthus und Lejeunea des Berl. Herb.* (Engl. Jahrb. 1897). — *Expositio Plant. itineris Indici I. 1898, II. 1900*. — *Hep. d. Flora v. Buitenzorg, I. Band 1900*. — *Beitr. z. Lebermf. v. Bhutan* (Ö. b. Z. 1899). — *Üb. einige Hep. aus Japan* (Ö. b. Z. 1899). — *Hepaticae Massartianae Javanicae* (Hed. 1900). — *Neue Unt. über Calycularia* (Ö. b. Z. 1901). — *Einige Unters. über Makinoa* (Ö. b. Z. 1901). — *Üb. Dumortiera* (Hedw. 1904). — *Die Leberm. der Deutschen Südpolar-Exp. 1901—1903* (1906). — *Üb. einige südamer. Riccien* (Ö. b. Z. 1908). — *Üb. einige neotropische Metzgeria-Arten* (Ö. b. Z. 1911). — *Zur Morph. von Notoecloclada* (Ö. b. Z. 1911). — *Phylogenet. Studien üb. d. Gatt. Monoclea* (Ö. b. Z. 1913). — *Einige der „Bryolog. Fragmente“ in Ö. b. Z. 1904—1916*.

³⁾ Einige beliebige zu vermehrende Beispiele sollen angeführt werden: *Plagochila dichotoma*; Ins. Mauritii, Oware et Benin Africae, Guinea, Neelgherries, Rio Janeiro, Trinidad, Minas Geraes Bras., Amazon, Ins. Bourbon, Madagascar. — *Frullania ericoides*; Brasilia, Guiana Gallica, Cuba, Taïti, Manga Reva, India orient., Ascension, Mexico. — *Aneura pinguis*; Europa, Brasilia, Chile et Peruvia, Hermite Island, Nepalia. — *Aneura multifida*; Eur. et Am. bor., Java, Ins. Falkland et Prom. Horn, Ins. Auckland, Nova Zeelandia, Ins. S. Christophori, J. Mauritii, Prom. Bonae Spei. — *Radula complanata*; Europa et Amer. bor., Chile, Madeira, Cap. Bonae Spei, Teneriffa, India orient., Nepalia, Campbells Island.

der Spezies nicht ausschließlich nur ein gewisses Maß von morphologischen Verschiedenheiten ausschlaggebend ist, sondern daß die geographische Verbreitung als ebenfalls wichtiger Faktor in Rechnung zu ziehen sei¹⁾. Daß unsere Anschauung sich als richtig bewährt hat, geht schon daraus hervor, daß Stephani in seinen *Species Hepaticarum* die meisten artenreichen Gattungen (künstlich) gliedern konnte nach den großen Verbreitungsarealen, und wenn man sein großes synoptisches Werk in Einzelheiten bemängeln wollte, so bleibt demselben doch das unschätzbare Verdienst, daß hier dieser Gedanke konsequent für alle Hepaticae der Erde durchgeführt und bleibend festgelegt ist.

Durch diese von uns erkannte und durchgeführte Reform des Speziesbegriffes wird es auch erst ermöglicht, die geographische Verbreitung der Hepaticae richtig zu beurteilen und glaube ich, daß darin einer der wichtigsten Fortschritte in der Speziessystematik der Hepaticae angebahnt wurde.

Trotz der bisher geschilderten, zweifellos sehr bedeutenden Fortschritte in der Kenntnis der exotischen Hepaticae, darf man sich aber nicht verhehlen, daß diese noch keineswegs zu einem befriedigenden Abschluß gediehen ist. Es ist noch ein Faktor zu berücksichtigen, der in zahlreichen Fällen die gegenwärtige Fassung des Speziesbegriffes beeinflussen muß: die biologischen (ökologischen) Verhältnisse.

Unsere Kenntnisse sind in dieser Beziehung noch recht mangelhaft, was darauf zurückzuführen ist, daß die meisten Arten nur aus einem oder wenigen (oft dürftigen) Exemplaren bekannt sind und daß die meisten Aufsammlungen nur nebenbei von Nicht-Bryologen, ja sogar sehr oft von Nicht-Botanikern auf ihren Reisen gemacht sind. Die Standortsangaben sind fast durchwegs ganz und gar mangelhaft und beziehen sich meistens nur auf das Land oder den Distrikt und die Jahreszahl; Angaben über Häufigkeit, des Substrates, der Jahreszeit, der Meereshöhe usw. fehlen fast durchwegs. Einigermassen genaue Angaben über horizontale und vertikale Verbreitung sind für die meisten Arten gegenwärtig nicht zu machen.

Von besonderem Werte sind daher die Aufsammlungen von Lebermoosen, die planmäßig und unter Berücksichtigung der ökologischen Verhältnisse von Bryologen selbst in fernen Erdstrichen gesammelt

¹⁾ Diese Erkenntnis ist auch bezüglich der Blütenpflanzen, hauptsächlich durch die ausgezeichneten Arbeiten von R. v. Wettstein und seiner Schüler, zur Geltung gebracht worden. Bezüglich der Hepaticae ist sie aber auch heute noch leider nicht von allen Hepaticologen gewürdigt. So hält z. B. noch K. Müller in seiner sehr verdienstvollen Bearbeitung der europ. Lebermoose (in Rabenhorst, Krypt. Fl.), wie aus gelegentlichen Äußerungen klar hervorgeht, an dem Standpunkte der „genügenden morphologischen Unterschiede“ fest.

worden sind. Wenn wir dabei von Nord-Amerika und Nord-Asien absehen, so kommen nur vier bisher in Betracht; die schon erwähnte von R. Spruce im Amazonas und Andengebiete, eine von P. Dusén aus Patagonien¹⁾ und die beiden Aufsammlungen des Verfassers dieser Schrift aus Indien (vorzüglich aus Java und Sumatra) und aus Brasilien; diese beiden sind die weitaus größten und vollständigsten Kollektionen exotischer Hepaticae, die bisher nach Europa gebracht wurden (sie umfassen über 10 000 Nummern in mehr als 50 000 reichlichen Herbarexemplaren), und sind durchwegs tadellos und vollständig etikettiert und sind durch sie wichtige Aufschlüsse über die Variationsweite und die geographische Verbreitung der betreffenden Formen zu erwarten.

Übergehend zur Besprechung der Systematik der „kleinen Einheiten“ bezüglich der europäischen Hepaticae muß vorausgeschickt werden, daß die Synopsis Hepaticarum diesbezüglich fast vollständig einen Auszug aus der Naturgeschichte der eur. Lebern. von Nees von Esenbeck darstellt; nur wenige unterdessen neu bekannt gewordener Arten und Formen sind dazugekommen. Quantitativ war schon aus dem Grunde, daß eine so gründliche Monographie vorlag, naturgemäß die Formenkenntnis der Syn. Hep. unvergleichlich reicher, als die der exotischen Formen. Immerhin hat die Folgezeit noch vieles Neue hinzufügen können. Die Syn. Hep. führt 238 europäische Arten an, welche Zahl sich noch bedeutend verringert, da davon etwa 20 später eingezogen werden mußten²⁾. Gegenwärtig sind uns aus Europa (inkl. Madeira und Azoren) rund 400 Arten bekannt. Die Artenzahl ist also auf das Doppelte gestiegen, wobei zu bemerken ist, daß eine Anzahl der neuen Arten darauf zurückgehen, daß sie schon früher als Varietäten oder Formen bekannt waren, später aber zu Arten erhoben werden mußten. Die Mehrzahl der neuen Arten und Formen ist in Einzelbeschreibungen, monographischen und kritischen Abhandlungen über einzelne Gattungen und Formenkreise, vorwiegend aber in floristischen Schriften, die bezüglich der europäischen Lebermoose einen sehr breiten Raum einnehmen, bekannt gemacht.

In qualitativer Beziehung haben sich auch hinsichtlich der europäischen Formen weitgehende Reformen als notwendig heraus-

¹⁾ Bearbeitet ist diese Kollektion von F. Stephani (Dusén ist Laubmoosforscher) in: Beiträge zur Lebermoosflora Westpatagoniens und des südlichen Chile (Bihang Svenska Vet. Ak. Handl., Bd. 26, 1900). Die sehr wertvolle bryogeographische Einleitung ist von P. Dusén.

²⁾ Darunter auch eine Gattung: *Gymnoscyphus*, deren einzige Art, *G. repens* ich nach dem Orig.-Ex. als identisch mit *Aplozia pumila* nachgewiesen habe.

gestellt. Es zeigten sich vielfache Mängel, die teils durch falsche Bestimmungen, teils durch eine veränderte Fassung des Speziesbegriffes bedingt waren. Neue, zum Teil früher gar nicht oder nur wenig berücksichtigte anatomische Merkmale wurden als richtig erkannt, so z. B. Zellgröße, Geschlechtsverhältnisse, Bau des Sporogons und seines Inhaltes usw. Es mußte vorerst der von der Syn. Hep. (resp. der Naturg. d. eur. Leberm.) gegebene Fundus instructus revidiert und aufgeklärt werden, was mit Erfolg nur durch das äußerst mühsame Studium des sehr umfänglichen Originalmaterials in den Herbarien Lindenberg (Wien, Hofmuseum), Nees (Straßburg), Gottsche (jetzt im Bot. Mus. Berlin), Jack (Herbier Boissier) u. a. erreichbar war.

Hochverdient machte sich zunächst in dieser Beziehung Gottsche anläßlich der Herausgabe des Exsiccatenwerkes: Gottsche et Rabenhorst, *Hepaticae europaeae* (1855—1879 in 66 Decaden)¹⁾.

In der Folgezeit erwarben sich zunächst zwei ausgezeichnete Bryologen außerordentliche Verdienste in dieser Richtung: Gustav Limpricht und Sextus Otto Lindberg. Limpricht²⁾ klärte in seiner Lebermoosflora von Schlesien (in Cohn, Kryptopfl. v. Schlesien I. 1877) an der Hand von Original Exemplaren von Nees zahlreiche Formen der deutschen Flora auf, während der äußerst scharfsichtige und gründliche S. O. Lindberg³⁾ in einer sehr großen Anzahl kleinerer und größerer floristischer und monographischer Schriften unsere Kenntnis der Lebermoose Skandinaviens (und anderer Länder Europas) in hervorragender Weise förderte. Ferner gebührt ihm das

¹⁾ Dieses Exsiccatenwerk ist eines der hervorragendsten Quellenwerke für die Kenntnis der europ. Lebermoose! Von der 21. Decade (1862) besorgte Gottsche die kritische Arbeit und sind die oft sehr umfangreichen Scheden nicht nur eine unerschöpfliche Fundgrube von Aufklärungen kritischer Formen, sondern auch von morphologischen, entwicklungsgeschichtlich-anatomischen und biologischen Tatsachen, was vielen Nicht-Bryologen unbekannt ist, weswegen von letzteren diese wichtigen Entdeckungen nur zu oft ganz anderen, späteren Autoren zugeschrieben werden. Die Scheden der späteren Decaden enthalten auch eine Fülle von ausgezeichneten Illustrationen von der Künstlerhand Gottsche's. — Leider büßt dieses vorzügliche Werk an Wert dadurch ein, daß Rabenhorst bei der Verteilung des Materials nicht mit gleicher Sorgfalt zu Werke ging. Die ausgegebenen Exemplare sind bisweilen dürrig und oft kommt es vor, daß in verschiedenen Exemplaren des Werkes unter derselben Nummer verschiedene Pflanzen ausgegeben sind, was in der Folgezeit zu mannigfachen Irrtümern Anlaß gegeben hat. Ich finde z. B. in drei Ex. der No. 370 *Riccia crystallina*, *R. glauca* und *Ricciocarpus natans* f. *terrestris*; solcher Fälle ließen sich leider noch mehr anführen.

²⁾ Biographie Limpricht's von Schiffner in Hedw. 1903, wo man aus dem Schriftenverzeichnis auch die anderen kleineren monographischen Schriften, die sich mit diesem Gegenstande befassen, ansehen kann.

³⁾ Die betreffenden Schriften sind aus der Biographie Lindberg's in Botaniska Notiser 1889 ersichtlich.

große Verdienst, die vor und von Linné beschriebenen Lebermoose, zumeist durch mühevollen Nachprüfung der Original Exemplare, aufgeklärt und damit den festen Grundstein für die kritische Sichtung der Arten und für die hepaticologische Nomenklatur gelegt zu haben. Diese Arbeiten sind so wichtig, daß ihre Titel hier angeführt werden müssen: Granskning af Mossorna i Vaillants Botanicon Parisiense (Öfv. K. Vetensk. Akad. Förh. 1863). — Revisio critica iconum in opere Flora Danica muscos illustrantium (Acta Soc. sc. Fenn. 1871). — Manipulus muscorum II (Not. Sallsk. p. F. et Fl. Fenn. Förh. 1874. — Enthält die Bestimmung der Hep. des Herb. Dillenius). — Hepaticologiens utveckling fran äldsta tider till och med Linne (Dekanus-Programm 1877). — Kritisk granskning af Mossorna i Dillenii Historia muscorum (Installationsprogramm 1884). — S. O. Lindberg kann als einer der typischen und vorbildlichen Vertreter der „kritischen“ Richtung in der Hepaticologie bezeichnet werden. Die Aufklärung der Formen ging dann bis auf unsere Tage vielfach Hand in Hand mit der floristischen Erforschung und eine große Anzahl diesbezüglich wichtiger Tatsachen ist in den Landes- und Lokalfloren zerstreut, an denen die hepaticologische Literatur außerordentlich reich ist. Es können hier nur ganz wenige Werke namhaft gemacht werden, die in dieser Beziehung (nicht als Florenwerke!) besonders wichtig sind und daher von allen, die sich mit dem Gegenstande ernstlich befassen, benützt werden müssen.

Skandinavien: S. O. Lindberg, Musci Scandinavici (1879). — Kaalaas, De distrib. Hep. in Norvegia (1893). — Arnell, Lebermfl. d. nördl. Norwegen (1892). — C. Jensen, Danmarks Mosser I. (1915)¹⁾. — Arnell et Jensen, Die Moose des Sarekgebietes (1907). — **Rußland:** Warnstorf, Bryogeog. d. russ. Reiches (Hed. 1913). — **Großbritannien:** Carrington, British Hepaticae (1874—76, leider unvollendet geblieben!). — Lindberg, Hepaticae in Hibornia lectae (Acta soc. sc. fenn. X. 1875). — Pearson, Hep. of the Brit. Isles (1902). — Macvicar, Students Handb. of Brit. Hepatics (1912). — **Frankreich:** Boulay, Muscinees de la France. II. (1904). — Douin, Musc. d'Eure-et-Loir (1906). — **Schweiz:** Bernet, Catalogue des Hep. du sud-ouest de la Suisse (1888). — **Deutschland:** Rabenhorst, Deutschlands Kryptogamenflora II. 3. Lebermoose 1848 und Kryptfl. v. Sachsen I. (1863). — Warnstorf, Moosfl. d. Prov. Brandenburg (1885) und Kryptogamenfl. d. Mark Brandenburg I. (1903). — K. Müller (Frib.) einige Schriften über die Lebermoose von Baden. — Loeske, Moosfl. des Harzes (1903)²⁾. — **Österreich-Ungarn:**

¹⁾ Eine kritische Lebermoosflora von Schweden von dem ausgezeichneten Kenner H. W. Arnell steht in Aussicht.

²⁾ Über K. Müller, Leberm. Deutschl. wird später speziell noch die Rede sein.

Heeg, Die Leberm. Niederösterreichs (Verh. zool. bot. Ges. Wien 1893). — Schiffner, mehrere Schriften über die Lebermoosflora von Böhmen, Istrien und Dalmatien. — **Italien:** De Notaris, *Apunti per un nuovo censim. delle Epat. Italiane* (1858, 1863). — Massalongo, *Osserv. critiche sulle specie e varietà di Epat. Ital. create dal De Notaris* (Ann. Istit. Bot. Roma 1888). — Massalongo, *Epat. rare e critiche delle prov. Venete* (Atti Soc. Veneto-Trent. 1877). — *Repertorio d. Epaticol. Italica* (Ann. Ist. Bot. Roma 1886). — Massalongo et Carestia, *Epat. delle Alpi Pennine* (N. Gior. bot. Ital. 1800, 1882)¹⁾. — Von Wichtigkeit für die Aufklärung europäischer Hepaticae ist ferner die schöne Abhandlung von Arnell und Lindberg, *Musci Asiae borealis* I. 1889 und die statistische Zusammenstellung von Underwood, *A preliminary comparison of the hepatic flora of boreal and subboreal regions* (Bot. Gaz. 1892).

Über die Hepaticae von ganz Europa besitzen wir ein leider recht mangelhaftes Werk: Dumortier, *Hepaticae Europae, Jungermannideae Europae post semiseculum recensitae, adjunctis Hepaticis* (1874). — Über das Werk von K. Müller siehe unten.

Nicht minder reichlich sind kritische Daten in einer großen Zahl (meistens kleinerer) monographischer Schriften niedergelegt, die sich speziell mit der Aufklärung einzelner Gattungen oder einzelner kritischer Formen und Formengruppen befassen. Es ist hier nicht der Raum, alle diese Schriften namhaft zu machen; ich will hier nur die Gattungen anführen und in Klammer dazu die Namen der Forscher setzen, welche über dieselben oder über einzelne Formengruppen derselben kritisch monographische Schriften verfaßt haben; dabei ist den Namen der Autoren, denen wir eine Monographie der ganzen Gattung verdanken, ein * vorgesetzt²⁾.

Riccia (Warnstorf, Schrift. d. nat. Ver. d. Harzes 1889, Pearson, J. of B. 1877, Stephani, Hed. 1882, 1885, Heeg, Bot. Notis. 1898, Levier, Nuovo Gior. Bot. It. 1889, 1894, Rev. br. 1893, 1902,

¹⁾ Massalongo hat die italienischen Hepaticae planmäßig gattungsweise kritisch durchgearbeitet und publizierte die Resultate in einer Reihe ausgezeichneter Monographien, die auch im folgenden Abschnitte hätten erwähnt werden können. — Zunächst revidierte er die *Epatiche dell' Erbario critogamico Italiano* (Ferrara 1903), dann die Gattungen: *Jungermannia* (Atti Soc. Veneto-Trent. 1895), *Scapania* (Malpighia 1902), *Madotheca* und *Radula* (Bull. Soc. bot. It. 1904), *Cephalozia* sensu lat. (in Malpighia 1907), *Acolea* et *Marsupella* (Atti Reale Ist. Veneto 1909), *Jubulaceae* (ebenda 1912), *Ricciaceae* (Bull. Soc. bot. It. 1913), *Calypogeia* (Malp. 1908), *Lepidoziaceae* (Atti R. Ist. Veneto 1913).

²⁾ Wer sich für die Titel der betreffenden Schriften interessiert, kann diese leicht finden, soweit sie vor 1893 erschienen sind in der Bibliographie: Underwood, *Index Hepaticarum* (Mem. Torrey Bot. Club., Vol. IV, 1893) und zumeist auch in den Literaturangaben nach den betreffenden Gattungen in K. Müller, *Die Leberm.* Deutschl. (Rabenh. Krypt. Fl., II. Aufl.).

Bull. Herb. Boiss. 1894, Cardot, Rev. bryol. 1892, Massalongo, Bull. Soc. bot. It. 1913, Schiffner, Hedw. 1913, Black, Ann. of B. 1913). — *Tessellina* (Levier, Bull. Soc. b. It. 1893 p. 32, 114, M. A. Howe, Bryologist 1914). — *Grimaldia* und *Neesiella* (Schiffner in Hed. 1908, Massal. in Atti Reale Ist. Veneto 1914). — *Targionia* (Douin, Bull. Soc. b. France 1906). — *Plagiochasma* (Evans, Bull. Torrey Cl. 1915). — *Sauteria*, *Clevea*, *Peltolepis* (Limpricht in Flora 1880, *Lindberg 1882, Solms-Laubach, Bot. Z. 1899). — *Lunularia* (Le Jolis 1853). — *Bucegia* (Schiffn., Bei. Bot. Cent. 1908). — *Exormotheca* (Solms-Laubach in Bot. Z. 1897, Goebel in Flora 1905). — *Marchantia* (Levier, Bull. Soc. b. Ital. 1899). — *Sphaerocarpus* (Douin in Rev. br. 1903, 1909, *Haynes in Bull. Torrey Cl. 1910). — *Riella* (*Trabut in Rev. gén. de Bot. 1891, M. A. Howe et Underwood in Bull. Torrey Cl. 1903, Porsild in Flora 1903). — *Riccardia* (Schiffn. in Lotos 1900, Öst. b. Z. 1906). — *Metzgeria* (*Lindberg 1877). — *Mörckia* (Schiffn. in Öst. b. Z. 1901). — *Pellia* (*Jack in Flora 1895, Douin in Compt. rend. ass. fr. 1905, Zacharias in Verh. nat. V. Hamburg 1906). — *Fossombronia* (*Lindberg, Manip. musc. II. 1874, Corbière 1889). — *Haplomitrium* (Gottsche, Nova Acta 1843, Lindberg 1874 u. 1885, Lilienfeld). — *Gymnomitrium* und *Marsupella* [= *Sarcoscyphus*] (De Notaris, Sunto di oss. sul. gen. Sarc. 1861, Carrington, Tr. Bot. Soc. Edinb. 1879, Limpricht in Jahrb. Schles. Ges. 1879, 1881, und Flora 1881, Spruce in Rev. br. 1881, Pearson, J. of Bot. 1880, 1884, 1892, Philibert in Rev. br. 1890, Schiffner in Öst. b. Z. 1903, Husnot in Rev. br. 1913). — *Southbya* und *Gongylanthus* (Gottsche, Neuere Unt. üb. d. Jung. Geocalyceae 1880, Douin in Rev. br. 1904). — *Nardia* und *Aplozia* (Schiffn. in Verh. zool. b. Ges. 1904, Öst. b. Z. 1910, Hed. 1908 p. 184, Jensen, Rev. br. 1912). *Gymnoscyphus* [= *Aplozia pumila*] (Schiffn., Bryol. Fragm. II. 1904). — *Anastrophyllum* (Schiffner, Hed. 1910). — *Jamesoniella* (Spruce, On Anomoclada in J. of B. 1876, Carrington, Trans. S. B. Edinb. 1870). — *Sphenolobus* (Dismier, Bull. Soc. le b. Fr. 1902). — *Lophozia* (Gottsche, Verh. z. b. Ges. 1867, Limpricht in Flora 1882, Arnell in Bot. Notiser 1890 und 1906, Evans in Bull. Torrey Cl. 1896, Lorenz in Bryologist 1910, Schiffner in Bot. Cent. 1887, Öst. b. Z. 1900, 1905, Verh. zool. bot. Ges. 1904, Hed. 1908 p. 187). — *Plagiochila* (Evans in Bot. Gaz. 1896, Pearson in J. of Bot. 1896, 1905, Stephani, Hed. 1906). — *Lophocolea* (Pearson, J. of B. 1889, Douin, Rev. br. 1907). — *Chiloscyphus* (Schiffn., Öst. b. Zeit. 1910, *Beih. Bot. Cent. 1912). — *Harpanthus* (Pearson et Carrington, Trans. Bot. Soc. Edinb. 1879). — *Cephalozia* und verw. Gattungen (*Spruce, On Ceph. 1882, Underwood, Bull. Torrey Cl. 1896, Delogne, Bull. Soc. bot. Belg. 1897, Arnell et Jensen, Bot. Not.

1908, Jack, Mit. Bad. Ver. 1900, Schiffn., Cephalozia-Studien in Hed. 1914, Haynes, Bryologist 1906). — *Cephaloziella* u. *Prionolobus* (Spruce, On Ceph., Davies, Rev. br. 1893, M. A. Howe, Bull. Torrey Cl. 1897, Macricar, J. of B. 1907, Culmann, Bull. Herb. Boiss. 1907, Arnell et Jensen, Bot. Not. 1908, Jörgensen, Bergens Mus. Aarb. 1901, Camus, Rev. br. 1902, C. Jensen, Rev. br. 1904, Lorenz, Bryologist 1909, Douin, Rev. br. 1903, Bull. Soc. b. Fr. 1905, 1913, Rev. br. 1913 p. 65, 81, — 1914 p. 1 und 17)¹⁾. — *Dichiton* (Stephani, Rev. br. 1889, Schiffner, Öst. b. Z. 1903, *Douin, Bull. Soc. b. France 1906). — *Adelanthus* (Lindberg, Man. Musc. II. 1874, Spruce, On Anomoclada in J. of B. 1876, Douin, Rev. br. 1904). — *Odontoschisma* (Lindb., Man. Musc. II., Spruce, On Anom., *Evans, Bot. Gaz. 1903). — *Calypogeia* [= *Kantia*] (Gottsche, Geocalyceae in Nov. Acta 1845, Arnell, Bot. Not. 1902, Levier, Bull. Soc. b. Ital. 1902, Evans, Bryologist 1907, Douin, Rev. br. 1904, Meylan, Rev. br. 1908, 1909). — *Lepidozia* (Spruce, J. of B. 1881, Evans, Bull. Torrey Cl. 1893, Jörgensen, Bergens Mus. Aarb. 1901, K. Müller, Hed. 1899, Douin, Bull. Soc. b. Fr. 1900). — *Anthelia* (Pearson, J. of B. 1881). — *Scapania* (Gottsche, Hed. 1866, Lindberg, Rev. br. 1880, Bryhn, Rev. br. 1892, Nyt. Mag. 1892, Douin, Rev. br. 1901, Casares, Rev. r. Acad. Madrid 1910, K. Müller, Bot. Cent. 1900, Bull. Herb. Boiss. 1901, 1903, Beih. Bot. Cent. 1901, *Monog. Scap. in Nova Act. 1905, Pearson, J. of B. 1890, 1892, Loeske, Bot. Lapok 1915). — *Pleurozia* [= *Physiotium*] (Lindberg, Rev. br. 1887, *Jack, Hedw. 1898). — *Radula* (Gottsche, Bot. Z. 1861, *Jack, Flora 1881, Pearson, J. of B. 1882, Spruce, J. of B. 1887, Stephani, Die Gattung Radula in Hed. 1884, Schiffner, Öst. b. Z. 1913). — *Madotheca* [= *Porella*] (*Lindberg, Acta Soc. sc. fenn. 1871, Stephani, Flora 1888). — *Frullania* (Pearson, J. of B. 1894, Evans, Trans. Conn. Acad. 1897, Dismier, Bull. Soc. b. Fr. 1902, Schiffn., Öst. b. Z. 1909). — *Jubula* (Lindb., Manip. musc. II.). — *Lejeuneaceae* (Carrington, Trans. B. Soc. Edinb. 1879, Spruce, J. of B. 1881, 1887, 1889, Pearson, J. of B. 1877, 1879, Massalongo, N. Gior. B. It. 1889, 1890, Delogne, Compt. rend. Soc. b. Belg. 1893 p. 59, 86, Stephani, Bot. Gaz. 1892). — *Notothylas* (Milde, Nova Acta und B. Zeit. 1856, *Gottsche, Übers. u. krit. Würdig. in Beil. z. Bot. Z. 1858 p. 19). — *Anthoceros* (Austin, Bull. Torrey Cl. 1875, Stephani, Rev. br. 1888, 1895, Douin, Rev. br. 1905, 1913).

¹⁾ Dem Verf. sind wegen des Weltkrieges die Hefte von Rev. br. nur bis Heft 3 Jahrg. 1914 zugänglich. Die letzten Arbeiten von Douin über diese schwierigste aller Lebermoosgattungen sind von größter Wichtigkeit für die Aufklärung derselben und sind das Resultat einer von ihm gemeinsam mit dem Verf. dieser Schrift unternommen mehr als zehnjährigen monographischen Durcharbeitung der Gattung.

Es muß ausdrücklich festgestellt werden, daß eine Fülle von aufklärenden Untersuchungen über europäische Lebermoose einigen amerikanischen Forschern zu verdanken ist, da ja viele *Hepaticae* beiden Kontinenten gemeinsam sind. Einige der betreffenden Schriften sind bereits oben zitiert worden. Besonders hervorgehoben muß aber die diesbezügliche Tätigkeit von Al. Wm. Evans werden, welcher zu den gründlichsten und erfolgreichsten Vertretern dieser Richtung in der Gegenwart gehört. Er hat seine diesbezüglichen Forschungen in einer langen Reihe von Schriften niedergelegt (die monographischen Arbeiten sind oben bereits zitiert), besonders aber in der auch für die Kenntnis der europäischen Formen hochwichtigen Serie: *Notes on New England Hepaticae* in „*Rhodora*“ 1902—1916 (wird hoffentlich fortgesetzt).

Die ausgedehnteste Tätigkeit in der „kritischen“ Richtung bezüglich der europäischen Lebermoose entwickelte der Verfasser dieser Schrift. Derselbe hat während einiger Dezennien fast alle Original Exemplare einigermaßen kritischer Lebermoosformen seit Raddi und Nees von Esenbeck bis auf unsere Tage¹⁾ genau untersucht und die Resultate teils in kleineren monographischen Schriften (die oben zitiert sind), teils in seinen „Bryologischen Fragmenten“ (No. I—LXXVIII. in *Öst. Bot. Zeit.* von 1904 an; wird fortgesetzt) und in seinem großen Exsiccatenwerke: *Hepaticae europaeae exsiccatae* niedergelegt. Seit März 1901 sind von letzterem erschienen Series I—XIII (No. 1—650) und die dazugehörigen 13 Hefte der „Kritischen Bemerkungen über die europäischen Lebermoose“²⁾. Die Intentionen des Autors, einen fundus instructus zu schaffen von dem momentanen Stande unserer Formenkenntnis der europäischen Lebermoose, waren nach seiner Überzeugung durch eine Monographie derselben nicht zu verwirklichen, sondern ausschließlich durch ein durchaus kritisch durchgearbeitetes Exsiccatenwerk, weil in dieser Gruppe, besonders in gewissen polymorphen Formenkreisen, was vielleicht in unbeteiligten Botanikerkreisen weniger bekannt sein dürfte, die Verhältnisse so intrikat und die Merkmale durch Konvergenzerscheinungen, äußere Einflüsse usw. oft so subtil und labil

¹⁾ Der Verf. hat auch einen großen Teil seiner Zeit und Arbeitskraft darauf verwendet, die ihm aus allen Ländern Europas seit Jahrzehnten zugesandten zahllosen kritischen Lebermoosformen zu revidieren und zu bestimmen, wodurch wohl manche Irrtümer, die sonst in die Literatur Eingang gefunden hätten, vermieden werden konnten. Es dürfte sehr wenige neuere Hepaticologen geben, die nicht seine Erfahrung in mehr weniger zahlreichen Fällen in Anspruch genommen haben. Verf. glaubt diese Umstände erwähnen zu müssen, da sie für das Gesamtergebnis der Aufklärung der Formen, das in diesem Kapitel dargestellt werden soll, nicht ohne Einfluß geblieben sind.

²⁾ Material für weitere 750 Nummern liegt z. T. bereits kritisch durchgearbeitet vor.

werden, daß man sich darüber auch nicht durch gute Beschreibungen und Abbildungen vollständig verständigen kann; darüber kann nur das Objekt selbst unter Hinweis, was daran zu beachten ist, unzweideutige Auskunft geben.

Es muß hier noch auf zwei Momente hingewiesen werden, welche für die Klarlegung der Formen von großer Bedeutung sind, nämlich die **pflanzengeographischen** und **biologischen (ökologischen) Verhältnisse**. In diesen Beziehungen stehen wir, wie oben ausgeführt wurde, hinsichtlich der exotischen Lebermoose noch in den Anfangsstadien; anders verhält es sich aber bezüglich der europäischen Formen.

Über deren **Verbreitung in horizontaler und vertikaler Beziehung** sind wir, dank der sehr umfangreichen, zum größten Teile qualitativ vorzüglichen Literatur¹⁾, sehr gut unterrichtet. Sehr viele dieser zahlreichen Landes- und Lokalfloren bringen auch einen wertvollen allgemeinen Teil über die bryogeographischen Verhältnisse des betreffenden Gebietes.

Als wichtiger Faktor für die systematische Beurteilung von Lebermoosformen wurde aber die geographische Verbreitung erst in jüngster Zeit erkannt, nachdem für die Blütenpflanzen vorzüglich R. v. Wettstein und seine Schule mit Nachdruck und großem Erfolg darauf hingewiesen haben. Nach der bei den Phanerogamenforschern längst fast allgemein anerkannten Anschauung dieser Forscher werden als systematisch verschieden (als „Arten“ oder „geographische Rassen“) solche Formen aufgefaßt, die getrennte geographische Areale bewohnen, auch wenn sie sich morphologisch durch nur sehr minimale, aber konstante Merkmale unterscheiden. Es ist klar, daß diese Prinzipien auch für die Hepaticae Gültigkeit haben und der Schreiber dieser Zeilen hat längst diese Ansicht vertreten²⁾ und sind ihm darin einige moderne Hepaticologen gefolgt; sehr viele stehen aber immer noch auf dem Standpunkte der Syn. Hep., daß für die Unterscheidung von Arten ausschließlich ein gewisses Maß morphologischer Unterschiede bestimmend sei, wodurch die Erkenntnis der geographischen Verbreitung und der phylogenetischen Beziehungen der betreffenden Formen nicht eben

¹⁾ Dieselbe kann hier nicht im einzelnen namhaft gemacht werden. Einige wichtigere Werke sind weiter oben bei anderer Gelegenheit angeführt worden.

²⁾ So faßt er z. B. trotz der geringen morphologischen Unterschiede als verschiedene Arten auf: *Anastrophyllum nardioides* (Norwegen) und *A. Reichardtii* (Alpen), *Lophozia Hatcheri* (Magellanstraße) und *L. Baueriana* (Europa), vgl. darüber Öst. bot. Z. 1916, *Madotheca platyphyllodea* (N.-Amer.) und *M. Jackii* (Europa), *Frullania saxicola* (N.-Amer.) und *F. cleistostoma* (Tirol) usw.

gefördert wird. Die Notwendigkeit der Berücksichtigung der **ökologischen Verhältnisse** für die richtige systematische Einschätzung der kleinen Einheiten ist gegenwärtig fast allgemein anerkannt und diesbezüglich schon recht viel geleistet worden. Es handelt sich dabei um die für die Fassung des Speziesbegriffes fundamentale Erkenntnis der Variationsweite der Arten, die ausschließlich nur induktiv durch Kenntnis aller Formen einer Art gewonnen werden kann. Die Hepaticae sind eine Gruppe von Pflanzen, welche, wie kaum eine andere, plastisch sind und formbildend auf äußere Einflüsse reagieren. Dadurch können Formen derselben Art äußerlich total unähnlich werden (z. B. *Plagiochila asplenoides*, *Lophozia inflata*, *Cephalozia bicuspadata*, *Ricciocarpus natans* usw.), während Formen verschiedener Abstammung durch gleiche Bedingungen so ähnlich werden können, daß sie morphologisch auch von erfahrenen Kennern nur schwer zu unterscheiden sind (z. B. *Lophozia Wenzelii* und *L. ventricosa* var. *uliginosa*, Formen von *Scapania*, *Calypogeia*, *Aplozia* usw.). Schon Nees in Nat. eur. Leberm. (und danach die Syn. Hep.) hat die variableren Arten reichlich gegliedert in Formen und Unterformen verschiedener Abstufung, aber diese Formen sind nach unseren gegenwärtigen Erfahrungen nicht alle aufrecht zu erhalten, weil er bei deren Aufstellung keine allgemeinen einheitlichen Gesichtspunkte im Auge hatte und da sich bei Prüfung der Original-Exemplare herausgestellt hat, daß manche dieser Formen überhaupt nicht in den Kreis der betreffenden Art gehören. Spätere Arbeiten (hauptsächlich floristische) haben viel wertvolles Material in dieser Beziehung beigebracht und auch das erwähnte Exsikkatenwerk: Schiffner, Hepat. europ. exsicc. hat sich zur Aufgabe gestellt, die Variationsweite und -richtung an möglichst vollständigen Formenreihen zu demonstrieren. — In letzter Zeit ist auch der Versuch gemacht worden, die diesbezüglichen allgemeinen Gesichtspunkte zu präzisieren (Schiffner, Über die Formbildung bei den Bryophyten in Hedw., Bd. XLV., Schiffner, Hep. in Süßwasserflora herausg. von A. Pascher, Heft 14, 1914, Loeske, Neue Prinzipien der systematischen Bryologie in Hedw. LIV).

Demgegenüber steht aber auch gegenwärtig noch eine Anzahl Bryologen auf dem den botanisierenden Laien besonders sympathischen, weil bequemen, Standpunkte, daß die Art „rein dargestellt“ werden müsse (als ob die Art etwas fix Gegebenes wäre!) und sie betrachten die oben angedeuteten Bestrebungen als müßige Varietätenmacherei. Bei der Beschreibung einer polymorphen Art sind sie dann freilich gezwungen, entweder nur eine (typische) Form derselben ins Auge zu fassen, was unzulänglich ist, oder die durch die Formen gegebenen Ausnahmen mit in die Beschreibung hineinzuarbeiten, wodurch letztere meist völlig unklar wird.

Überblicken wir nun das Resultat der in diesem Kapitel dargestellten mühevollen, deskriptiven, aufklärenden und floristischen Arbeit, die von zahlreichen Forschern in dem Zeitraume von 70 Jahren geleistet wurde, so können wir feststellen, daß unsere Kenntnis der europäischen Lebermoosformen zu einem höchst befriedigenden Abschlusse gediehen ist. Unter Verwertung des so geschaffenen, reichen Tatsachenmaterials konnte nun eine neue, weitgehenden modernen Anforderungen entsprechende Monographie der europäischen Lebermoose entstehen. Eine solche liegt uns nun nahezu abgeschlossen vor in dem sehr wertvollen Werke von Karl Müller, Die Lebermoose Deutschlands¹⁾ (in Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschl., II. Aufl., VI., in zwei Bänden. Erschienen seit 1906), welches vermutlich dazu berufen ist, für Jahrzehnte das wichtigste Handbuch zu bilden für alle, die sich mit diesem Gegenstande befassen.

Anhangsweise möge hier noch ein Gegenstand kurz berührt werden, der mit der Systematik in losem Zusammenhange steht: es ist die **Nomenklaturfrage**. Auf keinem Gebiete hat dieselbe so unerquickliche Zustände und so breite, leider recht sterile Debatten gezeitigt, wie auf dem der Hepaticologie. Der Sachverhalt ist kurz folgender. Sam. Fred. Gray (A natural arrangement of British Plants 1821) hat zuerst die alte Universal-Gattung *Jungermannia* in eine Reihe von Gattungen aufgelöst und diese leider recht geschmacklos mit Namen auf *-us* belegt, jedoch sind dieselben rite publiziert und meistens richtig begrenzt. Dann erfand der belgische Minister Dumortier (Commentationes botanicae 1822, Sylloge Jungermanniarum 1831 und Recueil d'obs. sur les Jung. 1835) für dieselben neue Namen und fügte einige weitere Gattungen dazu. Er kannte die Gray'schen Gattungen, schlägt sie aber einfach mit der albernen Bemerkung tot: „Scalium etc. est nomen hominis, non plantae“ (an *Hyacinthus*, *Eudymion*, *Danaë* usw. hat aber noch niemand einen Anstand genommen!) — Nees von Esenbeck und die Syn. Hep. kümmerten sich ihrerseits weder um Gray noch Dumortier und benannten die Gattungen nach ihrer Weise. Ziemlich post festum beschenkte dann der italienische Graf Trevisan (Schema di una nuova classif. delle Epatiche 1877) die Wissenschaft mit mehr als 20 neuen Gattungsnamen und einigen hundert dadurch bedingten neuen Namenskombinationen. Er war ein Kompilator ohne jeder auf eigener Anschauung beruhender Sachkenntnis und zum Glücke sind daher fast alle seine neuen Namen so schlecht fundiert, daß sie später ausgeschaltet werden konnten.

¹⁾ Das Werk umfaßt auch die Hepaticae der übrigen Länder Europas.

Als dann durch die Lois de la nomenclature von A. De Candolle 1867 das Prioritätsprinzip auf den Schild erhoben wurde, mußten die Namen von Gray und Dumortier nach langer Ruhe der Vergessenheit wieder an der Oberfläche erscheinen, nachdem schon 1865 Carruthers (On the nomenclature of Brit. Hep. in J. of B.) die Priorität der Gray'schen Namen betont und ihre männlichen Endungen auf *-us* in *a* korrigiert hatte. Besonders um die Berechtigung der letzteren entbrannte eine heftige Kontroverse, die eine ganz stattliche Zahl von Streitschriften gezeitigt hat, und welche mit Aufgebot von viel juristischer Spitzfindigkeit, aber teilweise auch mit recht nichtigen Argumenten ¹⁾ geführt wurde. Es haben sich daran u. a. beteiligt Le Jolis, Levier ²⁾, der durch seine großzügigen Nomenklatur-Stänkereien bekannte O. Kuntze u. a. m. Eine Einigung konnte bisher leider nicht erzielt werden ³⁾, da die einen sich von der durch Gewohnheit lieb gewordenen Nomenklatur der Syn. Hep. nicht trennen wollen, die anderen aus Überzeugung oder anderen Motiven, wobei bisweilen auch nationale und persönliche Eitelkeiten eine Rolle spielen, mit Zähigkeit die Gray'schen oder Dumortierschen Namen verteidigen. Die Konsequenzen dieser Anarchie in der hepaticologischen Nomenklatur sind dem beteiligten Bryologen minder fühlbar, als den fernerstehenden und der Wissenschaft gereicht sie gewiß nicht zum Vorteil, da dadurch die Synonymenregister ins Ungemessene anwachsen ⁴⁾.

¹⁾ Als Beispiel für viele andere möge hier nur ein Satz aus Loeske, Studien zur vergl. Morphologie und phylogen. Systematik der Laubm. 1910, p. 39, angeführt werden: „Bei den Lebermoosen kann ich die Gray'schen Namen nicht verwenden, weil Gray sie geradezu serienweise nach wissenschaftlich indifferenten Geldgebern des Hepaticologen Micheli gebildet hat. Dergleichen kann man vielleicht in homöopathischen Dosen, aber nicht in Gaben vertragen, die mir und anderen die Anwendung dieser Namen, mögen sie nun auf *us* oder *a* endigen, zur Pein machen.“

²⁾ Man vgl. u. a. Le Jolis, Les genres d'Hép. de S. F. Gray (Mem. soc. Cherb. 1893), Protestation contre Le Revisio plantarum III, ¹¹ (J. de Bot. 1898), Du nom. de genre Porella (Atti Congr. bot. internat. 1892) und mehrere andere über Porella-Frage. — Levier, La Pseudo-Priorité et les noms *a* béquilles (Bull. Herb. Boiss. 1896), Le Cas du Docteur Otto Kuntze, Florence 1898.

³⁾ Auch die internat. botan. Kongresse haben daran nichts geändert; in Wien 1905 wurden die Kryptogamen ausgeschaltet und in Brüssel 1910 wurde über eine Liste der als gültig zu erklärenden Namen, die der Verf. eingesandt hatte, aus irgendeinem Grunde überhaupt nicht beraten.

⁴⁾ Als Beispiel dafür nur eine größere Gattung: *Mastigobryum* (Syn. Hep.) (= *Herpetium* Nees, = *Bazzania* Gray); da wir ca. 340 Arten kennen, so bedingt *Bazzania* allein ca. 250 Umtaufungen. Nun kommt K. Müller 1913 mit dem Namen *Pleuroschisma* Dum. 1835, der zum Glück ungültig ist, der wieder eine Ausbeute an nahe 340 Synonymen ergeben würde. Jetzt fehlt nur noch, daß jemand dem ebenfalls 1835 (nicht 1838, wie Dum. Hep. Eur. p. 102 behauptet!) publizierten *Herpetium* Nees die Priorität gibt, was ja möglich wäre, dann wären wir mit

III. Das System von S. O. Lindberg (1875).

Nachdem die Nachfolger der *Synopsis Hep.* durch mehr als ein Vierteljahrhundert sich darauf beschränkten, die Fundamente des Systems der Lebermoose zu vervollkommen, wie das im vorigen Kapitel geschildert wurde, ging S. O. Lindberg, der an dieser Arbeit selbst hervorragenden Anteil genommen hat (vgl. das vorige Kapitel), daran, das System selbst zu reformieren.

Ein mageres Schema eines Systems hat er bereits in der Schrift: *Musci novi Scandinarici* (Notiser Sällsk. p. F. et Fl. Fennica 1868) veröffentlicht:

I. Jungermanniaceae.

II. Marchantiaceae.

A. Marchantieae.

a) Eumarchantieae.

b) Targionieae.

B. Ricciaceae.

III. Anthocerotaceae.

Daraus ist zu ersehen, daß hier 1. die drei Entwicklungsreihen der Lebermoose zum ersten Male festgelegt sind und 2. die Zugehörigkeit der *Ricciaceae* zu der Marchantiales-Reihe erkannt ist. Die letztere, für die Systematik der Lebermoose fundamentale Erkenntnis ist also nicht auf Leitgeb zurückzuführen, wie Goebel (*Organogr.* II. Aufl.) irrtümlich behauptet, sondern auf S. O. Lindberg. Als Bindeglieder zwischen *Marchantieae* (resp. *Targionieae*) und *Ricciaceae* betrachtet Lindberg die Gattungen: *Sphaerocarpus*, *Tessellina*, *Corsinia* und *Cronisia* (= *Carringtonia* Lindb.), was nach unserer Anschauung allerdings nur teilweise richtig ist.

In seinem bescheidenen Schriftchen: *On Zoopsis* (*J. Linn. Soc.* 1872), das reich an wertvollen organographischen Details ist (z. B. über die Calyptra), äußert sich Lindb. auch über seine phylogenetischen Anschauungen in folgenden wichtigen Punkten: 1. „*Hepaticae are superior to Bryineae*“, als Beantwortung der Frage: „Which of the two may be considered more highly developed?“ (mit kurzer Begründung l. c. p. 196 und 199)¹⁾. — 2. Unter den Lebermoosen sind die höchste Stufe die *Marchantiaceae*. — 3. Er nennt (l. c. p. 199) *Riccia*, *Sphaerocarpus* und *Notothylas* „the lowest of all Muscineae“ (= *Bryophyta*), was im Widerspruche zu These 1.

weiteren 348 Synonymen beglückt; macht in Summa rund 340 gültige Namen und 930 Synonyme in einer Gattung.

¹⁾ Dieselbe Anschauung vertritt gegenwärtig v. Wettstein (siehe unten).

steht, aber für seine phylogenetische Auffassung der Hepaticae wichtig ist.

Sein nach diesen Anschauungen geändertes, ausgeführtes System trägt Lindb. vor in der Schrift: *Hepaticae in Hibernia mense Julii 1873 lectae* (Acta Soc. scient. fenn. X. 1875 p. 538). Das Schema ist folgendes ¹⁾:

I. Marchantiaceae.

A. Schizocarpae.

α) Marchantiaceae.

β) Targionieae.

B. Cleistocarpae.

γ) Corsinieae [*Corsinia*, † *Tessellina*].

δ) Ricciaceae [*Riccia*].

II. Jungermaniaceae.

A. Schizocarpae.

a) Anomogamae.

α) Frullanieae [*Frullania*, *Lejeunea*, † *Radula*, † *Madotheca*, † *Pleurozia*].

β) Metzgerieae [*Metzgeria*].

b) Homogamae.

† Opisthogamae.

γ) Lepidozieae [*Lep.*, *Bazzania*, *Odontoschisma*, *Cephalozia*, † *Lophocolea*, † *Pedinophyllum*, † *Chiloscyphus*, † *Harpanthus*].

δ) Saccogyneae [*Kantia*, † *Saccogyna*].

ε) Riccardieae.

†† Acrogamae.

ζ) Blepharozieae [*Ptilidiaceae*].

η) Jungermanieae [entspricht *Epigoniantheae* p. max. p. nebst † *Scapaniaceae*].

θ) Acrobolbeae [*Acrobolbus*, † *Gongylanthus*].

ι) Fossombronieae [† *Haplomitrium*, *Fossomb.*, *Petalophyllum*, † *Pallavicinia*, *Blasia*, *Pellia*].

B. Cleistocarpae.

κ) Sphaerocarpeae [*Riella*, *Sphaeroc.*].

λ) Thallocarpeae [*Thallocarpus*].

III. Anthocerotaceae.

α) Anthoceroteae.

¹⁾ Ich setze [in Klammer] bei einzelnen Gruppen, wie auch in den folgenden Kapiteln, die Namen der von den Autoren dazu gerechneten Gattungen oder Hinweise, die in Kürze klar machen, in welchem Sinne und Umfange die Autoren die betreffende Gruppe auffassen.

Aus diesem Schema ergeben sich folgende Gesichtspunkte: 1. Das System ist ein absteigendes, von der höchsten (*Marchantia*) zu *Anthoceroeteae* (*Notothylas*), als niederste Stufe. — 2. Es bezieht sich nur auf die in Europa vertretenen Gruppen, resp. Gattungen. — 3. Die Haupteinteilung in drei Entwicklungsreihen (in Syn. Hep. fünf) ist durchgeführt. — 4. Die *Ricciaceae* erhalten ihre richtige Stellung. — 5. Die Einführung der *Cleistocarpie* als Einteilungsgrund in I. und II. hat bei ersteren die unrichtige Stellung von *Tessellina* veranlaßt, bei II. aber zur Bildung einer natürlichen Gruppe ($\propto$ *Sphaerocarpeae*) geführt, während λ einzuziehen ist (*Thallocarpus* = *Ricciae* sp.) — 6. Die Gleichstellung dieser Gruppe II. B. mit der Summe aller übrigen *Jungermaniaceae* ist eine Neuerung, auf welche die allerjüngste phylogenetische Systematik wieder zurückzugreifen scheint. — 7. Eine fundamentale Neuerung liegt in der Einteilung von II. A. Die Begriffe der Syn. Hep.: *Foliosae* und *Frondosae* (die sich ziemlich mit *Akrogynae* und *Anakrogynae* Leitgeb decken) werden durch andere ersetzt: *Anomogamae* und *Homogamae* und letztere wieder in zwei: *Opisthogamae* und *Acrogamae*¹⁾ geteilt. — 7. Daraus ergibt sich die unnatürliche Verteilung der *Jung. anakrogynae* (Leitg.) in drei verschiedenen Gruppen und die gewiß unrichtige Auseinanderreißung der *Metzgerieae*²⁾ und *Riccardieae* (II. β und ϵ). — 8. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen sind mehrfach nicht richtig erkannt. In dem obigen Schema sind die Gattungen, die nach unseren Anschauungen nicht in den betreffenden Formenkreis gehören, durch vorgesetztes $\dagger$ kenntlich gemacht.

Das System von S. O. Lindberg hat sich bei den skandinavischen Bryologen eingebürgert und wird von diesen auch heute noch in floristischen Schriften befolgt.

¹⁾ Diese neuen Begriffe sind nach den langen lateinischen Beschreibungen (Hep. Hib. p. 473, 496) nicht ganz klar, scheinen auch von einer nicht ganz richtigen Beurteilung des Verzweigungsmodus der foliosen Hepaticae auszugehen. Ich hebe hier die Sätze heraus, die das entscheidende Merkmal enthalten. 1. *Anomogamae*: „Perichaetium apicale vel e facie postica caulis artius juxta latera ejus, ut ramulus proprius numquam saccatus supra axillam foliorum, numquam ex axilla amphigastriali, exiens.“ — 2. *Homogamae*: „Perichaetium ex axilla amphigastriali, ut ramulus proprius, exiens vel apicale in ipso caule et ejus innovationibus vel, in formis frondosis permultis, in facie antica plus minusve infra apicem caulis affixum, interdum saccato-dependens.“ — *Opisthogamae*: „Ramulus femineus ex axilla amphigastriali exiens, fere semper brevis“ (also = *cladogen* nobis). — *Acrogamae*: „Perichaetium apicale in ipso caule et in innovationibus ejus.“ Dies ist aber keineswegs synonym mit „acrogen“ in unserem Sinne, da ja Lindb. hierher auch die Mehrzahl der *J. anakrogynae* (II. $\dagger \dagger$ c) rechnet.

²⁾ Diese kommen neben die *Frullanieae* zu stehen. Daß hier tatsächlich phylogenetische Beziehungen bestehen könnten, vermutete später der Verf. und mit ihm Lotsy.

IV. Die entwicklungsgeschichtlich-anatomische Forschung. —
Hubert Leitgeb (1874—81). — K. Goebel (1882). —
E. Warming.

Die Systeme der Syn. Hep. und das von S. O. Lindberg waren ausschließlich auf die Formenkenntnis fundiert.

Nachdem durch einige Einzeluntersuchungen von H. v. Mohl (in *Linnaea* 1839), Schacht (*Bot. Zeit.* 1850) über Sporogenese bei *Anthoceros*, von Gottsche (*Üb. Haplomitrium* in *Nov. Act.* 1842 und *üb. Geocalyceae* in *Nov. Act.* 1844), ferner von Nägeli (*Wachstumsg. d. Laub- u. Leberm.* in *Zeitschr. f. wiss. Bot.* 1845), die entw.-anat. Forschung bezüglich der Lebermoose angeregt und schon 1851 das auch in dieser Richtung fundamentale Werk von W. Hofmeister (*Vergleichende Unters. der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen*) erschienen war, das 60 Seiten und 12 Tafeln den Untersuchungen über die Hepaticae widmet, lag der Gedanke nahe, daß diese Richtung auch tiefgehende Änderungen in den systematischen Anschauungen zeitigen könnte. Es wird hier zu untersuchen sein, inwieweit sich diese Hoffnungen erfüllt haben, oder nicht. Um etwaigen Mißverständnissen vorzubeugen, muß der Begriff: entwicklungsgeschichtliche Anatomie der Lebermoose erläutert werden. Es ist die Richtung, welche ausgehend von den Ursprungsstadien (Sporen, Keimkörner — Sproßscheitel, Mutterzellen der Archegonien und Antheridien usw.) die Ontogenese des Gametophyten und seiner einzelnen Organe klarlegt und ausgehend von der befruchteten Eizelle die Entwicklung des Embryos und desselben zum Sporogon mit seinem Inhalte (Elateren, Sporen) untersucht. Schon daraus geht hervor, daß sich die entw. Anat. nicht in allen Fällen streng abgrenzen läßt gegen die Organographie, resp. vergleichende Morphologie¹⁾. In der Literatur ist eine solche Abgrenzung meistens völlig unmöglich, da zumeist Hand in Hand entwickl.-anatomische und organographische Forschungen angestellt und auch am gleichen Orte mitgeteilt werden.

Hofmeister förderte durch das erwähnte Werk, sowie durch seine Schrift: *Zur Morphologie der Moose* (*Ber. kön. Sächs. Ges. d. Wiss.* 1854) die Kenntnis des Aufbaues einer großen Zahl von Lebermoosen außerordentlich, er selbst hat aber daraus keinerlei Ver-

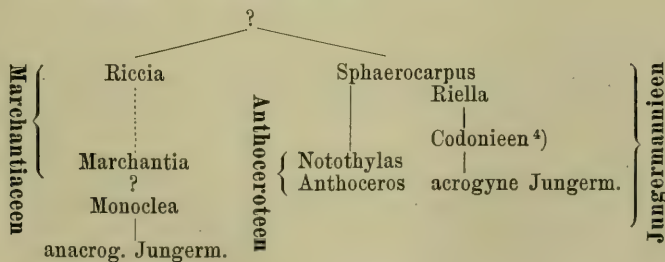
¹⁾ Die außerordentliche Wichtigkeit dieser Forschungsrichtungen für die Systematik (auf phylogenetischer Basis) ist schon im vorigen Kapitel mehrfach betont worden und sei hier nur darauf hingewiesen, daß dieselben bezüglich der Lebermoose so enge mit der systematischen Erkenntnis zusammenhängen, daß die weitaus meisten und wichtigsten diesbezüglichen Tatsachen in systematischen Schriften und Exsiccatenwerken anlässlich der Beschreibung neuer Formen, in kritischen Bemerkungen usw. in äußerst zerstreuter Weise veröffentlicht sind.

änderungen des Systems abgeleitet. Ebenso wenig hatten die zahlreichen Schriften seiner Nachfolger auf diesem Gebiete irgendeine Wirkung auf die Verbesserung des Systems¹⁾, obwohl hier und da phylogenetische Zusammenhänge, die bereits durch vergleichend morphologische Untersuchungen festgestellt waren, dadurch eine Bestätigung erfuhren.

Erst **Hubert Leitgeb** faßte 1874—81 in seinem für die Hepaticologie in entwick.-anatom. und organographischer Richtung epochalen Werke: *Untersuchungen über die Lebermoose* (6 Bände) nicht nur die diesbezüglichen Forschungen seiner Vorgänger, diese vielfach berichtigend, zusammen, sondern teilte darin auch eine überreiche Fülle eigener, höchst mühevoller Untersuchungen an einer geschickt getroffenen Auswahl von Formen aus allen Gruppen der Hepaticae mit. Leitgeb war der erste Forscher, welcher die entw.-anatomischen Tatsachen auch für die Systematik der Lebermoose dienstbar zu machen bestrebt war. Er stellte kein ausgearbeitetes System auf, und müssen seine in dem auch für den Hepaticologen eine recht schwere Lektüre bildenden Werke gelegentlich eingestreuten phylogenetischen (systematischen) Anschauungen mühsam gesammelt werden.

1. Leitgeb kommt auf anderem Wege zu der bereits früher von S. O. Lindberg aufgestellten Dreiteilung der Hepaticae in: *Marchantiaceen*, *Anthoceroteen* und *Jungermanniaceen*²⁾. Dabei geht nicht mit Sicherheit hervor, ob er eine dieser Gruppen höher stellt als die anderen.

2. Seine Ansichten über die phylogenetischen Beziehungen dieser Gruppen³⁾ zueinander bezeichnet Leitgeb ausdrücklich als einen „Versuch“ und als hypothetisch. Sie werden sich am besten klar machen lassen, wenn wir versuchen dieselben in Form eines phylogenetischen Schemas zu konstruieren:



¹⁾ Es braucht deshalb an dieser Stelle auf die umfangliche diesbezügliche Literatur nicht näher eingegangen zu werden.

²⁾ In dieser Form gebraucht Leitgeb die Namen.

³⁾ Man vgl. besonders: *Unters.* VI, p. 53, 54 (1881).

⁴⁾ Der Name kommt früher bei Leitgeb nicht vor, er versteht hier augenscheinlich darunter nur die beblätterten Formen: *Fossombronina*, *Noteroclada*, *Petalophyllum* (also etwa im Sinne der Syn. Hep.).

Dazu ist zu bemerken: 1. daß Leitgeb bezüglich *Sphaerocarpus* nicht sicher ist, ob er diesen als primitive Form, oder als aus den beblätterten Codonieen durch Reduktion entstanden auffassen soll (vgl. l. c. VI. p. 52 u. 54)¹⁾.

2. Diese phylogenetische Anschauung steht im direkten Widerspruch zu der These, die Leitgeb früher auf Grund seiner entw. anat. Untersuchungen verteidigt hat, daß die beblätterten Formen: *Fossombronia*, *Noterochlada*, *Petalophyllum*, die er hier als *Codonieen* bezeichnet (und *Haplomitriaceae*, über deren Stellung hier keine Andeutung gemacht wird), mit den übrigen frondosen Jungerm. eine Reihe („anakrogyne Jungermanniaceen“) bildet, während sie hier als von ganz verschiedener Abstammung aufgefaßt werden. Die frondosen Formen weiß nämlich Leitgeb nirgends recht passend anzuschließen und muß zu der Hypothese (vgl. l. c. p. 52) greifen, daß sie sich durch Vermittlung von *Monoclea* von den Marchantiaceen herleiten²⁾. Aus dieser Darstellung des Sachverhaltes geht hervor, daß die vagen und etwas konfusen phylogenetischen Hypothesen Leitgeb's keinerlei Fortschritt für das gesamte System der Lebermoose gebracht haben. Anders steht es mit den in den folgenden Punkten erwähnten Ergebnissen seiner Forschungen.

3. Für die Marchantiaceenreihe wird eine neue Einteilung gegeben, die sich bisher als den natürlichen Verwandtschaften entsprechend bewährt hat:

Marchantiaceae.

- | | | |
|--------------|----------------|------------------|
| 1. Riccieae. | 2. Corsinieae. | 3. Marchantieae. |
| | | a) Astroporeae. |
| | | b) Operculatae. |
| | | c) Targionieae. |
| | | d) Compositae. |

Diese Gruppen sind nach unserer gegenwärtigen Auffassung durchwegs richtig begrenzt und spielt es dabei keine Rolle, daß die Deutung der Fruchtköpfchen der Marchantieae, einmal als dorsale Exkreszenz (*Clevea*, *Plagiochasma*), bei den übrigen als Sproßsysteme

¹⁾ Ursprünglich rechnete Leitgeb die *Sphaerocarpeae* noch zu den *Ricciaceae*, erst vom IV. Bande der „Unters.“ (1879) werden sie nach dem Vorgange Lindberg's (siehe oben) zu den *Jungermanniaceae* gestellt.

²⁾ Diese Hypothese ist in neuester Zeit aufgefrischt worden von D. H. Campbell (The system. position of the Genus *Monoclea* in Bot. Gaz. 1898) und von D. S. Johnson (The devel. and relationship of *Monoclea* in Bot. Gaz. 1904); letzterer sucht zu beweisen, daß *Monoclea* direkt zu den Marchantiaceen zu stellen sei. Der Verf. dieser Zeilen hat, wie er glaubt einwandfrei, die Unrichtigkeit dieser Behauptung nachgewiesen in seiner Schrift: Phylogenetische Studien über die Gattung *Monoclea* (Österr. bot. Zeit. 1913) und gezeigt, daß *Monoclea* eine zweifellose Jungermanniacee ist und daß alle Gründe, die für eine nähere Beziehung zu den Marchantiaceen angeführt wurden, nicht stichhaltig sind.

neuerdings durch Goebel (Organogr.) als unrichtig erkannt wurde, was Verf. nach seinen eigenen Untersuchungen bestätigen kann.

4. In der Jungermanniaceenreihe begründete Leitgeb auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Tatsachen die beiden Reihen:

1. Anakrogyne Jungermanniaceen. 2. Akrogyne Jung. Erstere umfassen nebst sämtlichen frondosen Formen auch die foliosen Gattungen: *Haplomitrium*, *Fosombronia*, *Petalophyllum* und *Noteroclada*. Die Einteilung in *Frondosae* und *Foliosae* ist also durchbrochen. Das ist aber keineswegs eine auf Leitgeb zurückgehende Neuerung, sondern schon S. O. Lindberg (siehe oben) hatte von ganz anderen Voraussetzungen (Formenkenntnis) ausgehend bereits den phylogenetischen Zusammenhang dieser Formen mit den meisten frondosen Gattungen richtig erkannt und sie in seiner Gruppe: *Fossombroniaeae* vereinigt. Leitgeb gab dieser Anschauung nur die entwicklungsgeschichtliche Begründung durch den Nachweis der in beiden Gruppen abweichenden Entstehung der Archegongruppen, der in beiden nicht homologen Hüllen der ♀ Geschlechtsgruppe¹⁾, der anderen Entstehungsweise der Blätter usw.

5. Leitgeb hat ferner die Verzweigung der Lebermoose bis zu den Zellteilungsvorgängen in die sproßbildenden Zellen zurückverfolgt und die Typen der Verzweigung entwicklungsgeschichtlich festgelegt. Damit hat er eine sichere Basis geschaffen für Merkmale, die auch für die Systematik wichtig sind. Ähnliches gilt auch von seinen Untersuchungen über die Anlage der Blätter, des Sporogons und dessen Bestandteilen und die Keimung der Sporen.

Leitgeb hat bei seinen Untersuchungen das Hauptgewicht gelegt auf die Zellteilungsvorgänge in den Initialzellen (Eizelle, Scheitelzellen), indem er erhoffte, daß dieselben wichtige Ergebnisse für die Organographie und für die Systematik (Phylogenie) der Lebermoose ergeben müßten. Die Erwartungen haben sich in beider Hinsicht nicht bestätigt. In ersterer Beziehung braucht hier nur das Urteil Goebel's, der ersten Autorität auf diesem Gebiete, zitiert zu

¹⁾ Dieser Punkt ist neuerdings wieder verdunkelt worden. Goebel (Organogr. II. Aufl.) bezeichnet, im Gegensatz zu der bisher von allen Hepaticologen anerkannten Anschauung Leitgeb's, alle die Archegonien (Archegongruppe) direkt umgebenden Hüllen der Marchantiaceen (*Marchantia*, *Preissia*), Anakrogynaceen und Akrogynaceen, ohne Rücksicht auf ihre total verschiedene Entstehungsweise (also nicht homologe Organe) als „Perianth“. Er nimmt dabei auch keine Rücksicht auf den Umstand, ob diese Organe in ihrer Entwicklung von der Befruchtung der Archegonien abhängig sind oder nicht. Ohne darüber rechten zu wollen, ob der Standpunkt Goebel's in dieser Frage der richtige ist, muß aber doch konstatiert werden, daß die diesbezüglichen Anschauungen von Leitgeb wissenschaftlich einwandfrei sind.

werden; er sagt (Organogr. I. Aufl. p. 247): „Die Zellenanordnung an demselben (am Vegetationspunkte) ist Gegenstand sehr zahlreicher und eingehender Untersuchungen gewesen, die aber für die Organographie der Lebermoose nicht gerade sehr wichtige Tatsachen ergeben haben und deshalb hier auch nicht ausführlich besprochen zu werden brauchen“. Für die Systematik haben diese umfangreichen und unsäglich mühevollen Untersuchungen Leitgeb's, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, außer der neuen Einteilung der Marchantiaceen, keine direkten Fortschritte ergeben¹⁾.

Es ist im hohen Grade verwunderlich, daß trotz dieses Tatbestandes sich trotzdem zahlreiche Forscher dieser Richtung zuwandten, zumal seitdem durch die Mikrotomtechnik solche Untersuchungen, die früher eine unsäglich Geduld und virtuose Handfertigkeit erforderten, nun selbst von Studenten sicher und verhältnismäßig leicht auszuführen waren. Diese Richtung wurde in der Hepaticologie geradezu zur Mode und jede Schrift über Lebermoose, welche ihr nicht entsprechend huldigte, pflegte man als wissenschaftlich minderwertig zu verurteilen. Die Zahl der durch Leitgeb's Untersuchungen angeregten Arbeiten ist eine sehr bedeutende, jedoch brauchen dieselben an dieser Stelle nicht eingehender besprochen zu werden, da eine genaue Durchsicht derselben zeigt, daß sie insgesamt unsere auf anderem Wege (vergleichend morphologisch, Formenkenntnis) gewonnenen systematischen Anschauungen bezüglich der Lebermoose nicht irgendwie zu ändern oder zu verbessern vermochten, obwohl sie hier und da für letztere ganz erwünschte Bestätigung erbracht haben. Gerade in diesem Umstande, daß die Systematik der Lebermoose auf anderem Wege bereits zu einer so verhältnismäßig hohen Vollkommenheit gediehen ist, mag der Hauptgrund liegen, daß hier diese Richtung, die auf anderen Gebieten große Erfolge aufzuweisen hat, so geringe Resultate ergeben hat.

Ein zweiter Grund mag der sein, daß die betreffenden Forscher (Leitgeb nicht ausgenommen) zwar ausgezeichnete Anatomen waren, aber nicht über die für einen Bryologen nötige ausgedehnte Formenkenntnis verfügten.

In neuester Zeit hat die entwicklungsgeschichtlich-anatomische Richtung in der Hepaticologie ihre ehemalige Zugkraft sehr stark verloren. Die Zellenlehre und Cytologie sind durch die ausgezeichneten Arbeiten von Strasburger und seiner zahlreichen Schüler in den Vordergrund des Interesses getreten und sind auch an verschiedenen Lebermoosen sehr viele diesbezügliche Untersuchungen veröffentlicht worden, die sich zum großen Teile mit den Fragen der

¹⁾ Der Verf. hat sich in seiner Schrift: Phylogenet. Studien über die Gattung *Monoclea*, p. 5–8 (Öst. bot. Zeit. 1913) ausführlicher über diesen Punkt geäußert und bittet diese Zeilen dort nachzulesen.

Spermatogenese und Sporogenese beschäftigen; z. T. sind sie auch eingestreut in Schriften, die unter allgemeinen Titeln, wie „Biology“, „Life history“, Lebensgeschichte usw. einzelner Arten und Gattungen erschienen sind¹⁾. Es haben sich an diesen Untersuchungen besonders amerikanische Forscher beteiligt. Daß die Cytologie auf dem Gebiete der Hepaticae bisher nicht die gleichen großen Erfolge aufzuweisen hat, wie auf anderen Gebieten, erklärt sich aus dem Umstande, daß die Erforschung dieser Verhältnisse (besonders der Reduktionsteilung) die Lebermoose besondere Schwierigkeiten bereitet, die zu mannigfachen Meinungsverschiedenheiten Anlaß gegeben haben.

Wenn auch, wie aus der obigen Darstellung des Tatbestandes klar hervorgeht, die entw.-anatomische Forschung, bisher keine tiefgehenden Veränderungen in der Systematik der Lebermoose zu bewirken imstande war, so möchte Referent doch zum Schlusse auf die Punkte hinweisen, wo von ihr möglicherweise eine Aufklärung zu erhoffen wäre. 1. Die immer noch umstrittene Stellung der *Sphaerocarpaceae*. 2. Die wahrscheinlichen engeren verwandtschaftlichen Beziehungen der *Jubuleae* und *Riccardieae* (*Metzgeria*, *Riccardia*, *Hymenophyton*). 3. Die phylogenetischen Beziehungen der drei Entwicklungsreihen der Lebermoose (*Marchantiales*, *Jungermaniales*, *Anthocerotales*) gegeneinander. 4. Die phylogenetischen Beziehungen der Hepaticae zu den anderen großen Gruppen der *Cormophyta* (resp. der *Archegoniatae*).

Die systematischen Anschauungen von K. Goebel.

Wenn diese in diesem Kapitel behandelt werden, so geschieht es lediglich deswegen, weil die beiden von Goebel 1882 aufgestellten Systeme sich eng an Leitgeb anlehnen. Die entw.-anatomische Richtung bezüglich der Hepaticae hat er in seinen früheren Schriften zwar auch gepflegt²⁾, jedoch hat er sich später von derselben mehr

¹⁾ Wer sich eingehender dafür interessiert, sei auf folgende ausgezeichnete Zusammenfassungen verwiesen, wo man aus den sehr vollständigen Literaturverzeichnissen die auf Hepaticae bezugnehmenden Schriften entnehmen kann: Strasburger, Die Ontogenie der Zelle seit 1875 (*Progressus rei botanicae* I, 1907). — Tischler, Chromosomenzahl, -Form und Individualität im Pflanzenreiche (*Prog. r. b. V*, 2. Heft, 1906).

²⁾ Von seinen diesbezüglichen Schriften sind hervorzuheben: Üb. d. Wachstum von *Metzgeria furcata* und *Aneura* (*Arb. Bot. Inst. Würzburg* 1879). — Zur Embryologie der *Archegoniaten* (ebenda 1880). — Zur vergl. Anatomie der *Marchantieen* (ebenda 1880). — Über die Jugendzustände der Pflanzen (*Flora* 1889). — *Morphol. u. biolog. Studien* IV. (*Ann. Buitenz.* 1891). — Die *Mucceinen* in Schenk: *Handbuch d. Bot.* II. 1882. — Auch teilweise die „*Archegoniatenstudien*“ in *Flora*.

weniger abgewandt¹⁾, dafür aber die organographische Forschung zu höchster Blüte gefördert und auf diesem Gebiete auch für die Lebermoose außerordentlich Wertvolles geleistet²⁾. Da die Organographie bezüglich der Lebermoose, wie früher auseinandergesetzt wurde, nach wie vor eine der allerwichtigsten Quellen der systematischen Erkenntnis bildet, so hat Goebel durch seine diesbezüglichen Forschungen, die hauptsächlich in seinen Schriften: Morphologische und biologische Studien (Ann. Buitenzorg, 1887, 1890), den Archegoniastudien Fl. I—XV (Flora 1892—1913) und in der „Organographie der Pflanzen“, I. Aufl. 1898, II. Aufl. 1915 niedergelegt sind, indirekt auch die letztere wesentlich gefördert (man vgl. z. B. die auch systematisch höchst wichtigen Aufklärungen über die marsupiaten Formen und über *Schistochila*, *Isotachis* usw. in Archegoniast. X in Flora 1906 und über *Monosolenium* ebenda XIII. 1910).

Er hat aber auch außerdem in den erwähnten Schriften die Wissenschaft mit einer Reihe sehr interessanter neuer Arten und mit zwei neuen Gattungen (*Metzgeriopsis* und *Treubia*) bekannt gemacht.

Ein System der Lebermoose hat Goebel auseinandergesetzt u. zw. nur in den großen Zügen in: Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie p. 169 (1882).

„Die Lebermoose lassen sich in zwei Reihen einteilen, denen es nicht an gegenseitigen Vermittlungsformen fehlt, nämlich

1. Jungermannienreihe.

- a) Jungermanniaceen.
- b) Anthoceroteen.

2. Marchantiaceenreihe.

- a) Riccieen.
- b) Marchantieen.

Dieses Schema weicht noch von Leitgeb durch die Teilung in zwei Reihen und die Einordnung der Anthoceroteen in die Jungermannienreihe wesentlich ab. Daß es zwischen den Reihen an Vermittlungsformen nicht fehlt, hat sich bisher nicht erweisen lassen, denn bezüglich der *Sphaerocarpaceae* ist die Frage noch ungelöst, *Monoclea* hat sich als sicher zu den Jungerm. gehörig erwiesen; andere kommen

¹⁾ Man vgl. Organogr., I. Aufl., p. 247.

²⁾ Der Umstand, daß der Verf. dieser Zeilen nach seinen Erfahrungen als Hepaticologe sich verpflichtet fühlte, einzelnen Ansichten Goebel's gelegentlich zu widersprechen, ist leider mehrfach so gedeutet worden, als ob er die hohen Verdienste Goebel's um die Hepaticologie nicht anerkennen und voll würdigen wolle, zumal er es unterlassen hat, wie das anlässlich solcher gegenteiliger Meinungsäußerung von manchen Seiten üblich ist, gleichzeitig auch Wehrauch zu streuen. Auf eine solche Praxis braucht aber ein Gelehrter von dem Range Goebel's durchaus nicht zu reflektieren.

nicht in Betracht, auch die *Anthocerotae* stehen bislang vollkommen isoliert da.

Im selben Jahre 1882 hat Goebel ein zweites System publiziert, das von dem ersten wesentlich abweicht in Schenk, Handbuch der Botanik II, p. 361 ff.; Ref. kann nicht entscheiden, welches von beiden die Priorität hat. Das Schema ist folgendes:

I. Marchantiaceenreihe.

1. Riccieen [auch *Oxymitra*].
2. Corsinieen.
3. Marchantieen.
 - a) Astroporeae.
 - b) Operculatae.
 - c) Targionieen.
 - d) Compositen.

II. Jungermanniaceenreihe.

A. Jungermannieen.

1. Anakrogyne.
 - a) Anelatereen [Riella, Sphaerocarpus].
 - b) Elatereen.
 - α) Thallose Formen [Aneureen, Metzgerieen, Haplo-laeneen, Diplomitrieen, Codonieen].
 - β) Foliose [*Haplomitrium Hookeri*].
2. Akrogyne [„Sämtliche foliose Formen mit Ausnahme von *Haplomitrium*“, was wohl nicht wörtlich zu nehmen ist, vgl. *Fossombronia* usw.].

B. Anthoceroteen.

Dieses System, welches als „aufsteigend“ gedacht ist, unterscheidet sich, wie sein anderes, von allen früheren und auch von allen folgenden Systemen durch die Zweiteilung der Hepaticae und diese geht zurück auf die Ansicht, daß die Anthoceroteen der Jungerm.-Reihe angehören. In letzterem Punkte hat Goebel keine Anhänger gefunden, ja in der Folgezeit ging man so weit, die *Anthocerotae* den *Hepaticae* als gleichwertige Gruppe der Bryophyten gegenüberzustellen (Underwood, Gayet, M. A. Howe, Campbell usw.). Nach Goebel's phylogenetischen Anschauungen mußten die Anthoceroteen in dem System zwischen thallosen und foliosen Anakrogynen (b α und b β) zu stehen kommen, weil sich an erstere „unmittelbar die Anthoceroteen anschließen, die dann wieder bezüglich ihrer Sporogontentwicklung den höchsten Platz einnehmen und so besser den Schluß der Lebermoose bilden“ (l. c. p. 361). Letzteres ergibt sich also daraus, daß das System als fortlaufende Reihe dargestellt werden sollte (nicht als Stammbaum) und es geht auch daraus hervor, daß Goebel die Anthoceroteen keineswegs als

höchste Stufe der Lebermoose überhaupt betrachtete (sie sind eine Seitenreihe der anakrogynen Jungerm.), sondern die akrogynen Jungerm. Wenn er also auch die systematische Stellung der Anthoceroteen noch nicht richtig beurteilt hat, so ist es doch sein Verdienst, auf die höhere Ausbildung des Sporogons bei denselben hingewiesen zu haben.

Die Einteilung der March.-Reihe ist von Leitgeb übernommen, ebenso die der *Jungermannieae* in *Anacrogynae* und *Acrogynae*, die Gruppen der ersteren (a *Anelatereae*, b *Elatereae*) entsprechen den *Cleistocarpae* und *Schizocarpae* von S. O. Lindberg, wozu zu bemerken ist, daß die Namen nicht wörtlich zu nehmen sind, denn auch den Anelatereen fehlen die Elateren keineswegs, sondern sind nur in anderer Weise ausgebildet (als „Nährzellen“ nach Leitgeb).

Später hat Goebel leider keinen Anlaß genommen, seine phylogenetischen Anschauungen im Zusammenhange, als System der Lebermoose, darzustellen, obwohl er dazu mehr als manche andere berufen gewesen wäre. Die seit 1882 ganz wesentlich abgeänderten, gegenwärtigen systematischen (phylogenetischen) Anschauungen Goebel's lassen sich aber aus gelegentlichen Äußerungen in der II. Aufl. seiner Organographie (1915)¹⁾ entnehmen. Sie mögen hier möglichst übersichtlich zusammengestellt werden.

I. Es werden wieder zwei Hauptreihen²⁾ der Lebermoose angenommen (l. c. p. 548), die aber von den 1882 aufgestellten total verschieden sind:

I. Anthoceroteen. — II. Marchantiaceen — Jungermanniaceen.

Die Anthoceroteen werden ausdrücklich als die „primitivste“ Lebermoosgruppe bezeichnet. Zwischen ihrem Sporophyten „und dem der Laubmoose besteht eine große Übereinstimmung (Assimilationsgewebe, Spaltöffnungen, Columella). Nach den hier vertretenen Anschauungen beruht das darauf, daß der Sporophyt „konservativer“ war, als der Gametophyt“ (l. c. p. 548).

Notothylas wird nicht als die ursprünglichste Form der Gruppe aufgefaßt, sondern als die durch Reduktion des Sporogons am höchsten abgeleitete (Org., II. Aufl., p. 738)³⁾.

II. Bezüglich der *Marchantiales* sind Goebel's gegenwärtige systematische Anschauungen geradezu revolutionär, da sie im direkten Gegensatze stehen mit allen anderen. Seit Lindberg und Leitgeb

¹⁾ Wichtige diesbezügliche Andeutungen finden sich bereits in Archegoniatenstudien XIII (Flora 1910).

²⁾ p. 577 wird allerdings von „Drei Hauptreihen der Lebermoose“ gesprochen.

³⁾ Diese Idee geht zurück auf Lang, On the Sporogonium of *Notothylas* (Annals of Bot. XXI, 1907, p. 201—210), nach dessen Anschauung *Notothylas* eine künstliche Gattung ist, die durch Reduktion des Sporogons von einer oder mehreren *Anthoceros* ähnlichen Formen abstammt.

hat man ganz allgemein angenommen, daß die Marchantiales eine von *Riccia* bis *Marchantia* aufsteigende Entwicklungsreihe darstellen; Goebel faßt die Sache gerade umgekehrt auf. „Die mit Perianth ausgestatteten Marchantiaceen“ (also *Bucegia*, *Preissia*, *Marchantia*¹⁾ „betrachten wir als die ursprünglicheren“ (l. c. p. 693) und von diesen ausgehend sind bis zu den einfachen Verhältnissen bei *Riccia* aufsteigend die schrittweise verfolgbaren einfacheren Verhältnisse als Rückbildung aufzufassen²⁾. Zur Begründung dessen werden fast lückenlose Reduktionsreihen (immer ausgehend von *Marchantia*) aufgestellt für den Fronsbau (l. c. 614 ff.), für die ♀ und ♂ Geschlechtsstände (l. c. p. 695 ff. und Archeg. XIII, p. 85 ff.), der Hüllen („Perianth“ und „Perichaetium“ l. c. p. 691 ff.), des Sporogons, seines Stieles und der Elateren (Archegoniatenst. XIII). — Es sind das im wesentlichen genau dieselben Formenreihen, die von Leitgeb u. a. bereits dargestellt wurden, von diesen aber im genau umgekehrten Sinne, als aufsteigende Entwicklungsreihen.

Die Annahme der allgemeinen schrittweisen Reduktion, die von *Marchantia* ausgehend schließlich zu *Riccia* führt, bedingt die Annahme einer zweiten Kategorie von sozusagen sekundären Reduktionserscheinungen, durch welche einzelne Glieder seiner Reduktionsreihe abermals rückgebildet werden. Es sind das die Erscheinungen, die nach der bisher herrschenden Ansicht von einer aufsteigenden Reihe als Reduktionserscheinungen allgemein bezeichnet wurden (so z. B. die Rückbildung der Luftkammern bei *Dumortiera* und *Mono-solenium*, die Vereinfachung im Bau von *Cyathodium*). Dadurch wird die Sache erheblich kompliziert.

Gegen diese Auffassung, „daß wir es bei der Marchantiaceen-Ricciereihe mit einer absteigenden, nicht wie bisher allgemein angenommen wurde, mit einer aufsteigenden zu tun haben“ (Archeg. XIII, p. 94), lassen sich zwei schwerwiegende Einwände erheben.

1. Die Annahme setzt voraus, daß die Reduktion eine allgemeine war, daß alle Organe (hier überdies die des Gametophyten und des Sporophyten!) einer fortschreitenden Reduktion unterworfen waren. Dieser Fall stünde im ganzen Pflanzenreiche nach unseren bisherigen Kenntnissen einzig da, wenn man von den

¹⁾ Wie verhält es sich mit *Fimbriaria*, die offenbar einem ganz anderen Verwandtschaftskreise angehört?

²⁾ Diese Reduktionstheorie ist bereits viel früher, allerdings als ganz vage Spekulation ohne jede tatsächliche Begründung, ausgesprochen von Delpino: Applicatione di nuovi criterii per la classificazione delle piante (Memorie Accad. Bologna 1888, p. 235). Dasselbst werden von den Jungermanniaceen die Marchantiaceen und von diesen die Ricciaceen abgeleitet, als „depauperate“ Formen. Interessant ist auch, was Delpino von der Stellung von *Anthoceros* mitteilt: „Il tipo *Anthoceros*, sebbene depauperatissimo, appare che appartenga piuttosto ai muschi, in vista della columella e della deiscenza dello sporogonio.“

Fällen absieht, wo eine derartige Reduktion durch Übergang zu einer total verschiedenen Lebens- und Ernährungsweise (z. B. Parasitismus, Wasserleben) bedingt ist¹⁾. Dergleichen liegt aber bei den *Marchantiales* absolut nicht vor und wir sehen hier bekanntlich Formen, die nach Goebel zu den wenig reduzierten gehören und die höchst „rückgebildeten“ Riccien gemeinsam unter ganz gleichen Bedingungen lebend (z. B. *Marchantia polymorpha* und *Riccia glauca*, *Grimaldia* und xerophile Riccien, *Lunularia* und *Corsinia*). — Ebenso wenig ließe sich diese allgemeine Reduktion durch Korrelation erklären (und Goebel ist nach seinen Äußerungen gewiß selbst nicht der Ansicht, daß dies der Fall ist). Eine gegenseitige Abhängigkeit der Rückbildungserscheinungen an den einzelnen Organen läßt sich nicht konstatieren und Goebel hebt selbst zahlreiche gegenteilige Fälle ausdrücklich hervor (so stehen in der Frons und in den Fruchtköpfen usw. *Reboulia* und *Grimaldia* auf gleicher Reduktionsstufe, die ♂ Stände aber auf total ungleicher, indem *Grimaldia* diesbezüglich eine höhere Reduktionsstufe aufweist, vgl. l. c. p. 701, Fig. 674, andererseits stehen *Sauteria* und *Riccia* bezüglich der Antheridienstifte auf derselben Stufe, in allen anderen Beziehungen aber auf total verschiedener usw.) — Es bliebe noch eine dritte Möglichkeit übrig, daß nämlich der ganzen Gruppe von Natur aus eine Tendenz zur allgemeinen Reduktion inhärent ist. Ein Analogon für diesen Fall ist im ganzen Pflanzenreiche unbekannt; er steht auch im direkten Widerspruche mit den evolutionistischen Grundprinzipien, nach denen die Entstehung einer in allen Teilen niederer organisierten Pflanze aus einer höher organisierten unverständlich und unmöglich ist (außer in Anpassung an total geänderte Lebensweise, wie z. B. Parasitismus, und auch hier beziehen sich die Vereinfachungen fast nur auf die vegetativen Organe!). Verständlich ist wohl die schrittweise Rückbildung der einen Generation in einer ganzen Gruppe (Archegoniaten), dann geht aber Hand in Hand (durch Korrelation) die höhere Organisation der anderen. Die vom Evolutionsgedanken postulierte aufsteigende Entwicklung des Gesamtorganismus ist, nach unseren Erfahrungen, im Pflanzenreiche ein allgemeines Gesetz und es ist absolut kein Grund anzunehmen, daß die *Marchantiales* davon die einzige Ausnahme sein sollten.

2. Der zweite Einwand, der sich gegen die Reduktionstheorie Goebel's erheben läßt, ist nicht minder schwerwiegend. Sie setzt voraus, daß die Vorfahren von *Marchantia*, die er als die ursprüng-

¹⁾ Auch bei den Lemnaceen, die hier vielleicht genannt werden könnten, liegt der Fall ganz anders, als bei den *Marchantiales*. Übrigens gibt es auch Phylogenetiker, nach denen die Lemnaceen nicht als abgeleitet, sondern als „Überbleibsel“ eines uralten Typus aufzufassen sind (vgl. Arth. Meyer in Ber. deut. bot. Ges. 1900, p. 311).

liche Form ansieht, eine aufsteigende Entwicklung genommen hat, welche zur Ausbildung einer Form geführt hat, die bezüglich der inneren Differenzierung des Gametophyten und in der Fülle und Höhe der Anpassungserscheinungen (Luftkammerschichte mit Assimilationsfäden, tonnenförmige Atemöffnungen mit regulierbarem Verschlussapparat, gestielten und höchst kompliziert gebauten Fruchtköpfchen und Hüllen der Archegonien, gestielte Antheridienscheiben usw.) die höchste Stufe unter den Lebermoosen überhaupt, bezüglich des Sporogons die höchste Stufe innerhalb der Reihe erreicht hat. Ein Grund, warum diese aufsteigende Fortbildung plötzlich und unvermittelt in eine absteigende umbiegt, die schrittweise zum Verluste der in der ersteren erworbenen Errungenschaften geführt hat, ist bislang nicht einzusehen, und bevor ein solcher nicht plausibel gemacht ist, wird man der Reduktionstheorie Goebel's nicht beipflichten können.

III. Bezüglich der gestielten Fruchtköpfchen der *Marchantiaceae* war Leitgeb der Ansicht, daß sie teils Exkreszenzen der Frons (*Clevea*, *Plagiochasma*), teils Sproßsysteme, also nicht homolog seien¹⁾. Goebel vertritt dagegen zweifellos mit Recht die einheitliche Auffassung aller als Sproßsysteme²⁾. Er teilt nach den „Ständen“ die Familie in nur zwei Abteilungen (Archeg. XIII, p. 93):

1. **Compositae** (entsprechend Leitgeb's *Astroporeae*, *Operculatae* und *Compositae*, wobei also der letztere Name bei Goebel in ganz anderem Sinne erscheint).

2. **Simplices** (= *Targionieae* Leitg.).

„Welche von beiden Gruppen man als die „primitivere“ betrachten soll, ist nicht leicht zu entscheiden, man kann ja ebensogut die *Compositae* durch Eintreten der Verzweigung von den *Simplices* ableiten, als umgekehrt die letzteren durch Unterbleiben der Verzweigung von letzteren . . . Bedenken wir indes den schönen Übergang, der durch *Monosolenium* zwischen den *Compositae* und *Corsinia* hergestellt wird, so neigt sich die Wagschale der Wahrscheinlichkeit auch hier dazu, die *Compositae* als die Gruppe zu betrachten, von der die Riccien als reduzierte Formen ausstrahlen“ (l. c. p. 93, 94).

IV. Um die Darstellung von Goebel's systematischen (phylogenetischen) Anschauungen über die *Marchantiales* zu vervollständigen, sei noch als wichtig hinzugefügt, daß er die *Sphaerocarpeen* (*Sphaeroc. Riella* und *Geothallus*³⁾) nicht wie Leitgeb und die meisten

¹⁾ Es sei hier daran erinnert, daß aber die vier von Leitgeb unterschiedenen Verwandtschaftsgruppen nicht auf dieses Merkmal begründet sind, so gehören bei ihm *Clevea* den *Astroporeae*, *Plagiochasma* den *Operculatae* an.

²⁾ Die seit Jahren vom Referenten angestellten (nicht publizierten) diesbezüglichen Beobachtungen bestätigen dies ebenfalls.

³⁾ In Organ. II. Aufl. unter dem Namen „*Geocarpus*“.

anderen zu den *Jungermanniales*, sondern zu den *Marchantiales* stellt ¹⁾. Die ausführliche Begründung hat er gegeben in der sehr wertvollen Arbeit über die Brutknospen und die Keimung von *Riella* (Archegoniatenst. XII. in Flora 1908, p. 321 ff.). Diese Argumente haben aber keineswegs alle Hepaticologen zu überzeugen vermocht und die Stellung dieser Gruppe bleibt bis auf weiteres noch umstritten.

Was *Geothallus* anlangt, so ist dies zweifellos eine anakrogyne Jungerm. und sehr nahe verwandt mit *Noterochlada* und *Fossombronina*. Die ♂ Hüllen sind homolog den oben offenen Antheridienstiften von *Not.* (und *Pellia*), hier nur weniger mächtig entwickelt, weil die Antheridien nicht über die Frons hervortreten; ebenso sind die ♀ Hüllen homolog dem Caulocalyx dieser Gattungen. Auch bei *Sphaerocarpus* und *Riella* läßt sich dieselbe Homologie annehmen, denn daß die Archegonien einzeln von der Hülle eingeschlossen sind, ist kein Grund, sie mit den „Perianthien“ von *Marchantia* zu homologisieren ²⁾, denn sie haben eine ganz andere Entstehungsweise

¹⁾ Diese Ansicht rührt übrigens nicht ursprünglich von Goebel her, sondern schon in der Syn. Hep. stehen *Riella* und *Sphaerocarpus* bei den Ricciaceen; auch noch Leitgeb hat ihnen ursprünglich diesen Platz angewiesen und erst im IV. Bande der Unters. üb. d. Leb. (1879) stellte er sie nach dem Vorgange Lindberg's zu den anakrog. Jung. Letzteres ist dann bis heute die vorherrschende Meinung der Hepaticologen geblieben.

²⁾ Bezüglich der „Perianthien“ weichen die Anschauungen Goebel's total ab von den durch Leitgeb's Untersuchungen begründeten. Bei den *Marchantiales* sind nach Goebel die „Perianthien“ die Einzelhüllen für Archegonien und homolog der Grube, in welche das Antheridium versenkt ist. Die mit „Perianth“ begabten Formen (*Marchantia* usw.) werden daher als die ursprünglicheren betrachtet. Da sich hier die ♀ und ♂ Gametangien bezüglich ihrer Umhüllungen gleich verhalten (Org. II, p. 693). „Perichaetien“ sind „Gruppenhüllen, deren Entwicklung mit der Verkümmern der Perianthbildung bei manchen Formen in Beziehung steht“ (Org. II, p. 708). Letzteres ist unrichtig, da *Marchantia* trotz der Perianthien höchst entwickelte Perichaetien zeigt, andererseits aber *Grimaldia* (ohne Perianth) und *Fimbriaria* (mit höchst entwickeltem Perianth) bezüglich des Perichaetiums sich vollkommen gleichen. — Bei den anakrog. Jung. werden mit den Perianthien der *Marchantiales* („Einzelhüllen“) die Gruppenhüllen bei *Pallavicinia*, *Symphlyogyna*, *Fossombronina*, *Noterochlada* homologisiert und, wo eine doppelte Hülle vorhanden ist (bei *Pall.* und *Symph.*), die äußere mit dem Perichaetium der *March.* und wird auch mit diesem Namen bezeichnet. *Pellia* und *Blasia* haben nach Goebel kein Perianth, die kelchförmige Hülle von *Pallia fabbroniana*, die offensichtlich mit der von *Fossombronina* und *Noterochlada* homolog ist, wird hier als „Perichaetium“ aufgefaßt.

Die Anschauung Goebel's, daß z. B. das „Perianth“ von *Marchantia*, welches eine sekundäre Wucherung des Archegonostieles ist und das Perianth der Akrogyne, welches aus einem Blattzyklus hervorgeht, als homolog behandelt werden, ist auf den ersten Blick überraschend, geht aber von seiner Grundanschauung aus, die den Begriff der Homologie im biologischen Sinne faßt; er spricht ja auch von Wurzeln und Blättern bei *Caulerpa*, von Wurzeln und Rhizomen bei Laubmoosen usw. Die Gründe, die ihn veranlassen, die bisher übliche Auffassung aufzugeben, wonach

(worauf aber Goebel ausdrücklich kein Gewicht legt), und daß die Archegonien einzeln stehen, ist wohl zweifellos auf die Reduktion der Archegongruppe zurückzuführen (wie bei *Lejeuneaceae*), was dadurch bekräftigt wird, daß bei *Geothallus* die Geschlechtsorgane nur „in most cases singly“ (als nicht immer einzeln) vorkommen. Die Rückbildung der Etateren kommt auch bei *Fossombronina* vor, wie Goebel selbst nachgewiesen hat (*F. Lützelburgiana* Goebel, Archeg. XV in Flora 1913, p. 55; Org. II, p. 750, bei welcher auch Sporentetraden, genau wie bei *Sphaerocarpus* vorkommen); auch die Knöllchenbildung kommt bei *Fossombronina* (*F. tuberifera* Goebel, Org. I, p. 292) und bei *Petalophyllum* (Org. II, p. 581) vor. Die abnorme Verkürzung der Seta findet sich auch bei *Foss. Lützelburgiana* („capsula brevissime pedicellata“, seta 125 μ). — Die Brutkörper von *Marchantia* sind äußerlich und ihrer Entstehungsweise nach mit den ebenfalls bivalenten Brutkörpern von *Cavicularia* (also einer sicheren Jungermannieae) viel mehr übereinstimmend¹⁾, als mit denen von *Riella*. Goebel weist übrigens selbst nach, daß die letzteren zweifellos „ungebildete Blätter“ sind (Archeg. XV, p. 313), was die von *Marchantia* sicher nicht sind, es sind also überhaupt keine homologen Gebilde und ausschließlich nur solche dürfen doch bei phylogenetischen Fragen in Vergleich gestellt werden. — Die Cleistocarpie beweist ebenfalls nichts, denn nach Goebel ist sie ein Anpassungsmerkmal (mit der Abkürzung der Sporogonentwicklung zusammenhängend) und als solches bei phylogenetischen Vergleichen ausgeschlossen. Übrigens ist Cleistocarpie auch bei *Fossombronina* vorhanden, indem die Sporogonwand sich nicht durch vorgebildete Nähte spaltet, sondern zerfällt. — Ölzellen, wie sie bei *Riella* vorkommen, sind keineswegs auf die *Marchantiales* beschränkt, sondern finden sich in gleicher Weise bei *Treubia*. Auf die Rhizoidenfrage soll kein zu großes Gewicht gelegt

das, was er als „Perianthien“ zusammenfaßt, „Neubildungen verschiedenen morphologischen Charakters“ sind, faßt er in drei Punkte zusammen (Archeg. XIV, in Flora 1913):

1. Läßt sie die deutlich wahrnehmbare und in vielen Fällen gerade bei Lebermoosen klar hervortretende Homologie von Antheridien und Archegonien außer acht.

2. Kennen wir keine sicheren Beispiele von Vermehrung, wohl aber viele von Verminderung der weiblichen Organe gegenüber den männlichen.

3. Ergibt sie an Stelle eines einheitlichen Bildes ein zerstückeltes.

Dazu wäre zu bemerken, daß kein Widerspruch darin liegt die Antheridien und Archegonien als homologe Gebilde aufzufassen (was ja zweifellos richtig ist), die verschiedenen Hüllen aber nicht, denn letztere sind durch Anpassung (Schutz) entstandene Gebilde, die sehr verschiedenen Ursprungs sein können. Man wird sich z. B. kaum entschließen können die Spatha von *Arum* und das *Cyathium* von *Euphorbia* als homolog zu bezeichnen, obwohl beide Hüllen von homologen Organen (Blütengruppen) sind.

¹⁾ Vgl. Schiffner in Öst. Bot. Z. 1899, p. 392 und Goebel, Organog., II. Aufl., p. 670, Fig. 627.

werden, da die Zäpfchenrhizoiden z. B. bei *Riccia Curtisii* bisweilen fehlen (nicht immer, wie Stephani behauptet), aber auch bei *Cyathodium* fehlen sie nicht ausnahmslos, bei *C. foetidissimum* kommen sie vor. Immerhin ist bemerkenswert, daß sie bei den *Sphaerocarpeae* konstant fehlen. — Dies sind einige Einwände, die es erklärlich erscheinen lassen, daß Goebel's Argumente noch Zweifel zurückgelassen haben.

V. Goebel's systematische Ansichten, die **Jungermanniaceen-Reihe** betreffend, sind nur spärlich angedeutet; was sich daraus eruieren ließ, ist folgendes:

1. Es ist bereits oben erörtert worden, daß die *Sphaerocarpeae* aus der Jung.-Reihe ausgeschieden und den Marchantiales zugewiesen werden.

2. *Monoclea* wird bei den anakrogynen Jung. belassen, trotz der gegenteiligen Meinung von Campbell, Johnson u. a., jedoch „steht sie in näheren Beziehungen zu den Marchantiales als die übrigen Jungermanniaceen“. Die Archegonien sitzen in Gruben, wie bei *Dumortiera*, *Monosolenium* u. a.“ (Org. II, p. 709), was aber dafür nicht beweisend ist, denn Goebel spricht selbst (Archeg. XIV) von dem „unzweifelhaft dem der Marchantiaceen homologen Perichaetium von *Monoclea*, dem sich das von *Pellia epiphylla* direkt anschließt“. „Die Antheridien stehen in Gruppen, aber der Vegetationspunkt wächst weiter.“ Ganz gleichwertige Antheridienstände wie bei *Monoclea* findet man aber auch bei der Jungerm. *Makinoa*. — Da *Monoclea* kein „Perianth“ besitzt, so gehört sie nach der (unter 3) geäußerten Ansicht Goebel's zu den abgeleiteten Formen der Jung. anakrog. Wenn sie also phylogenetisch mit den Marchantiales in Beziehung gebracht wird, so bedingt dies die Vorstellung, daß die Marchantiales von den Jung. abstammen, aber nicht umgekehrt, denn dann müßte *Monoclea* die ursprünglichste Form der Jung. anakrog. sein.

3. Unter den anakrog. Jungerm. sind nach Goebel a) die mit „Perianth“ begabten (z. B. *Pellavicinia*, *Symphyogyna*) primitive Formen (Org. II, p. 709), b) die perianthlosen (*Pellia*, *Blasia*) sind abgeleitete¹⁾, c) diesen reihen sich an die foliosen Formen, z. B. *Fossombronia* mit Perianth und die höchste Entwicklungsstufe der anakrog. Lebermoose stellen die Calobryaceen dar (die nach Goebel vielleicht mit *Treubia* verwandt sind) und von diesen kommt *Calobryum* den akrogynen am nächsten (l. c. 707). — Dieser Darstellung liegt ein ähnlicher Gedankengang zugrunde, wie für die Marchantiales (absteigende Reihe).

¹⁾ Ebenso werden *Riccardia*, *Metzgeria* und *Hymenophyllum* wegen der Arbeitsteilung der Sprosse in vegetative und sexuelle als abgeleitete betrachtet.

4. Bezüglich der akrogynen Jung. hat Goebel nur sehr vereinzelte systematische Äußerungen getan. Mit den „thallösen“ Formen unter diesen (*Zoopsis*, *Pteropsiella*, *Schiffneria*) befaßt er sich aus organographischem Interesse ausführlich und bezeichnet sie in Übereinstimmung mit der Ansicht der anderen Autoren als reduzierte aus beblätterten hervorgegangene.

5. Über die Stufen in der Entwicklung der anakrogynen zu den akrog. Jung. spricht sich Goebel (Archeg. XIV, Flora 1913, p. 69) folgendermaßen aus:

„a) Thallose Formen mit Archegonien und Antheridien in gleicher Stellung. b) Die Entwicklung der weiblichen Hülle wird von der Befruchtung abhängig, teilweise im Zusammenhang mit dem Auftreten eines Perichaetiums auch ganz unterdrückt. c) Das Auftreten der Blätter ist schon bei einigen anakrogynen Formen verbunden mit Unterdrückung der besonderen Antheridienhüllen. Antheridien und Archegonien treten in den Blattachsen auf, letztere rücken ganz an den Scheitel. Die letzten Blätter bilden das Perianth, das nun wieder in seiner Weiterentwicklung mehr oder minder von der Befruchtung abhängig wird.“

„Wer die akrogynen Formen für die „primitiveren“ hält, mag diese Reihe umkehren. Darauf kommt es weniger an, als auf die Anordnung der Gestaltungsverhältnisse in Reihen überhaupt.“

Auf den letzten sehr charakteristischen Satz bezugnehmend, möge bemerkt werden, daß es zur richtigen Beurteilung der hier im Zusammenhange dargestellten, auf die Lebermoose bezüglichen phylogenetischen Äußerungen Goebel's, die nicht durchwegs mit den üblichen Grundsätzen der phylogenetischen Systematik im Einklange stehen, was der Referent pflichtgemäß notieren mußte, notwendig ist, darauf hinzuweisen, daß der Autor selbst meistens nur ein geringes Gewicht auf die phylogenetisch-systematische Seite der Fragen legt und es ihm auf das Problem der Zusammenhänge der organographischen Erscheinungen ankommt. Mit Recht wendet er sich gegen die spekulativ-phylogenetische Richtung („phylogenetische Konjekuralbotanik“ (Org. II. Aufl., p. 652)¹⁾, die in neuerer Zeit so viel unverdienten Beifall auf Kosten ernster Tatsachenforschung gefunden hat.

¹⁾ Der Ausdruck fällt l. c. im Zusammenhang mit Campbell. Man beachte auch folgenden Ausspruch (Archegon. XIII, Flora 1910, p. 96): „Die in neuerer Zeit oft einen so großen Raum einnehmenden phylogenetischen Spekulationen verhalten sich doch da, wo Zwischenstufen fehlen, meist nur wie die Gewürze, die wir unseren Speisen zusetzen. Einen Nährwert haben sie nicht, sie machen aber die Tatsachen schmackhafter. Nur in seltenen Fällen erheben sich unsere phylogenetischen Spekulationen über die Aufstellung mehr oder minder vager Vermutungen und zwar, wie zu zeigen versucht wurde namentlich dann, wenn es sich um Rückbildungsreihen handelt.“ Letzteres mag im allgemeinen richtig sein; aber speziell bei der Reduktionstheorie bezüglich der *Marchantiales* dürfte das nicht ganz einwandfrei stimmen.

Die Einteilung der Hepaticae durch Warming.

An dieser Stelle möge die Einteilung der Hepaticae erwähnt werden, welche **Eug. Warming** in seinem Handbuche der systematischen Botanik (deutsche Ausg. 1890) aufstellt, weil sie sich sehr eng an das System von Goebel 1882 (siehe oben p. 427) anschließt. Das Schema ist folgendes:

I. Ord. **Marchantieae.**

1. Fam. Ricciaceae.
2. „ Corsiniaceae.
3. „ Marchantiaceae (Unterteilung nach Leitgeb).

II. Ord. **Anthoceroeteae.**

III. Ord. **Jungermannieae.**

(Unterteilung nach Leitgeb.)

Auf weitere Gliederung geht Warming nicht ein. Als wesentlicher Unterschied von dem System von Goebel ergibt sich nur, daß hier die *Anthoceroeteae* als selbständige Ordnung aufgefaßt sind und denselben eine andere Stellung, nämlich zwischen *Marchantieae* und *Jungerm.* angewiesen ist. Außer dieser Dreiteilung, die an Stelle der zwei Reihen Goebel's getreten ist, findet sich keine wesentliche Neuerung.

In der II. Aufl. des Handbuches 1902 hat das System einige Veränderungen erfahren, wie sich aus folgendem Schema ergibt:

I. Ord. **Marchantieae.**

1. Fam. Ricciaceae.
2. „ Marchantiaceae.

(Einteilung in zwei Gruppen: A umfassend die *Corsinieae* und *Targionieae*, B die übrigen *March.*)

II. Ord. **Jungermannieae.**

1. Anacrogynae. a) Anelatereae, b) Elatereae.
2. Acrogynae.

III. Ord. **Anthoceroeteae.**

Dieses System nähert sich noch mehr dem von Goebel, auch in der Unterteilung der *Anacrogynae*, weicht aber durch die Dreiteilung und durch die Unterteilung der *Marchantieae* ab. Die Vereinigung der *Corsinieae* und *Targionieae* ist aber gewiß unberechtigt.

V. Die Systeme von Dumortier (1874) und von Trevisan (1877).

Wenn hier streng nur von „Fortschritten“ in der Systematik der Lebermoose gehandelt werden dürfte, so dürfte von diesen beiden Systemen hier überhaupt nicht die Rede sein; der Vollständigkeit wegen und nach dem Grundsatz: *audiat et altera pars* mögen sie aber eine Besprechung finden, und zwar im selben Kapitel, da sie sich der Zeit ihres Erscheinens nach und in ihrer Unzulänglichkeit äußerst nahe stehen.

I. Barth. Car. Dumortier¹⁾ publizierte sein System, welches sich nur auf die europäischen Lebermoose bezieht, in seinem Buche: *Hepaticae Europae. Jungermannideae Europae post semiseculum recensitae, adjunctis Hepaticis*. 1874. Schon in dem Untertitel des Werkes überrascht die „Neuerung“, daß den „*Jungermannideae*“ die „*Hepaticae*“ gegenübergestellt werden. Überhaupt scheint Dumortier stets bestrebt gewesen zu sein, seinen empfindlichen Mangel an hepaticologischen Kenntnissen durch möglichst viele „Neuerungen“ auf diesem Gebiete wettzumachen, was natürlich für den gedeihlichen Fortschritt der Wissenschaft nicht eben sehr zuträglich war²⁾.

Das Schema seines Systems wird l. c. p. 8—10 in Form eines Bestimmungsschlüssels vorgetragen. Es teilt die (europ.) *Hepaticae* in fünf gleichwertige Familien ein, wie folgt:

- I. Jungermanniaceae.
- II. Marchantiaceae.
- III. Anthocereae (sic!).
- IV. Targioniaceae.
- V. Ricciaceae³⁾.

¹⁾ Ist die ursprüngliche Schreibweise, 1874 schrieb er sich Du Mortier.

²⁾ Man vgl. diesbezüglich auch das, was oben (p. 415) bezüglich seiner neuen Gattungen und deren Nomenklatur gesagt worden ist.

³⁾ Bei jeder dieser fünf Familien wird im Text „Dmrt.“ als Autor zitiert! — Wie ängstlich besorgt Dumortier war, sich sein geistiges Eigentum durch seine Signatur als Autor zu sichern geht z. B. auch daraus hervor, daß von den 47 Gattungen der I. Fam. nicht weniger als 31 (also rund $\frac{2}{3}$) mit „Dmrt.“ signiert sind. Bei den Spezies wird kein Autor in Klammer genannt, so daß z. B. aus *Jungermannia furcata* L. und *Metzgeria glabra* Raddi der Name *Metzgeria furcata* Dmrt. hervorgeht. Das Zitat „Dmrt.“ tritt also in dem Buche so massenhaft auf, daß der der Sache ferner stehende den Eindruck hat, daß der überwiegende Teil der Systematik der Lebermoose bis zum Jahre 1874, von den Hauptgruppen durch alle Instanzen bis zu der Spezies-Systematik herab, von diesem Manne allein geschaffen worden wäre, was im grellsten Widerspruche mit seinen tatsächlichen Verdiensten um diesen Wissenszweig steht.

Die Stellung von III. ist dieselbe, wie in Syn. Hep. Als nicht eben glückliche Neuerung treten die *Targioniaceae* als gleichwertige Gruppe mit II. auf.

In Fam. I. **Jungerm.** wird die Einteilung in *Foliosae* und *Frondosae* (Syn. Hep.) aufgegeben, dafür aber drei Series geschaffen. Ser. I. **Lejeuniaceae** umfaßt: Trib. 1. *Codonieae* (*Fossombronia*, *Codonia* = *Petalophyllum*), Tr. 2. *Lejeunieae* (*Cohura*, *Lejeunia*), Tr. 3. *Madotheceae* (*Madotheca*). — Ser. II. **Jungermanniaceae genuinae**: Tr. 4. *Jubuleae* (*Jubula*, *Frullania*, *Phragmicoma*).

Die schon von Syn. Hep. geschaffene höchst natürliche Gruppe der *Jubuleae* wird hier in zwei Serien verzettelt und *Lejeunea* und *Madotheca* mit *Fossombronia* (!) in nächste Beziehung gebracht; das allein könnte als Beispiel für den phylogenetischen Scharfsinn des Autors genügen.

Trib. 4. *Raduleae* enthält: *Radula*, *Scapania*, *Plagiochila* und *Adelanthus*, also vier Gattungen aus vier ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen (Familien). Trib. 6. Subtr. 1. Acht Genera aus 4 verschiedenen Familien; Subtr. 2. Drei Gatt. aus 2 Fam. — Trib. 7. Neben *Chiloscyphus* und *Coleochila* auch *Pleuroschisma* (= *Bazzania*), *Odontoschisma* und *Lepidozia*. Besonders gut ist Trib. 8 ausgefallen, enthaltend *Trichocolea* und *Gymnoscyphus* (= *Aplozia pumila*)!! — Tr. 9 umfaßt die „*Geocalyceae*“ inkl. *Cincinnulus* (= *Calypogeia*), die schon die Syn. Hep. ausgeschieden und an die richtige Stelle gesetzt hatte. — Trib. 10 ist wieder besonders gut ausgefallen, sie enthält: *Mniopsis* (= *Haplomitrium*), *Acolea* (= *Gymnomitrium*) und *Schisma*, also so heterogene Dinge, als nur denkbar. — In Trib. 11 erscheint hingegen *Marsupella*, die *Acolea* so nahe steht, daß sie beide von manchen einsichtigen Hepaticologen zu einer Gattung vereinigt werden.

Series 3. **Blasiaceae** umfassen die frondosen Formen in unnatürlicher Anordnung, indem *Blasia* in Trib. 12, die nächstverwandte *Pellia* in Trib. 15 zu stehen kommt. Zu billigen ist hier die Vereinigung von *Metzgeria* und *Aneura* in eine Tribus (14).

Die Einteilung der Fam. 2. *Marchant.*, 3. *Anthocereae* und 5. *Ricciaceae* bietet gegenüber der Syn. Hep. keine Neuerung, wenn man von der oben erwähnten Losreißung der *Targioniaceae* (als Fam. 4) absieht.

Ebenso trist sieht es mit der Umgrenzung der Gattungen aus; hier nur einige wenige Beispiele: *Gymnocolea* Dmrt. besteht aus 1. *G. laxifolia* Dmrt. (= *Hygrobiella laxifolia*), 2. *G. Huebneriana* (= *Odontoschisma denudatum*, die Pflanze kommt unter diesem Namen nochmals vor l. c. p. 108), 3. *G. inflata* = *Lophozia infl.*, 4. *G. affinis* Dmrt. (= *Lophozia turbinata*, die später p. 79 nochmals als *Jung. turbinata* erscheint!), *G. arenaria* (= *Lophozia excisa* var.). — Unter *Jungermannia* sind Arten von *Lophozia*, *Anastrophyllum*, *Cephalozia*, *Spheno-*

lobus und *Cephaloziella* vertreten; unter *Pleuroschisma* (= *Bazzania*) auch *Anastrophyllum Donnianum* als *P. Donnianum* Dmrt. — *Blepharostoma* besteht aus: *B. setacea* Dmrt. (= *Lepidazia set.*), *B. trichophylla* Dmrt. und *B. connivens* (= *Cephalozia con.*). Was wir jetzt *Clasmato-colea cuneifolia* nennen, kommt zweimal unter verschiedenen Gattungsnamen, aber mit demselben Synonymen (!) vor: als *Aplozia cuneifolia* Dmrt. (p. 55) und als *Coleochila cuneifolia* Dmrt. (p. 106) usw.

Wenn man all diesen systematischen Gallimatias mit den in der Syn. Hep. niedergelegten Anschauungen vergleicht, kommt es erst recht zum Bewußtsein, um wieviel höher dieses über 30 Jahre früher erschienene Buch einzuschätzen ist gegenüber dem Dumortier'schen Machwerk, das die Hepaticologie auch nicht im mindesten gefördert hat.

II. Das zweite System, das uns hier zu beschäftigen hat, ist das des S. C. conte Vittore **Trevisan de Saint-Léon**, auseinandergesetzt in der Schrift: *Schema di una nuova classificazione delle Epatiche* in Memorie del Reale Istit. Lombardo di Sc. e Lett., Vol. XIII (IV. della serie III), p. 383—451 (1877). Da diese Schrift nicht leicht zugänglich ist, so soll hier zunächst eine Übersicht des Systems gegeben werden, wobei [in Klammer] in der früher üblichen Weise Andeutungen gemacht werden, wie die betreffenden Gattungen umgrenzt sind, wobei nicht zugehörige Elemente wieder durch vorgesetztes † kenntlich gemacht sind.

I. Ordo. **Jungermanniaceae.**

Subordo I. **Jungermanniaceae foliosae.**

Tribus I. **Schistochileae** Trev.

- | | |
|-----------------------|--|
| 1. Notarisia Colla | } [<i>Schistochila</i> = <i>Gottchea</i> Syn. Hep.] |
| 2. Schistochila Dmrt. | |
| 3. Gottschea Trev. | |

Trib. II. **Acoleae** Dmrt. ref.

- †4. Lepidolaena Dmrt.
- †5. Trichocolea Dmrt.
- †6. Basichiton Trev. [*Trichocoleae* sp.].
- 7. Acolea [*Gymnomitrium*, *Notoscyphus* usw.].

Trib. III. **Scalieae** Trev.

- 8. Scalia [= *Haplomitrium*],
- 9. Rhopalanthus Lindb. [= *Calobryum*].

Trib. IV. **Mesophylleae.**

- 10. Herbertia Gray [*Herberta* und † *Lepicolea* p. p.].
- 11. Gackströmia [= *Lepidolaena magellanica*].
- 12. Lepicolea Dmrt.
- 13. Mesophylla Dmrt. em. [*Nardia*, † *Anastrepta*, † *Lophozia Wenzelii*, † *Leptoscyphus* sp.].

14. Gamochaetium Trev. [*Nardiae* sp. und *Lophocoleae* sp.].
 15. Southbya Spruce [auch † *Arnellia*].
 16. Nardia Gray em. [*Nardia* p. max. p., *Marsupella*, † *Anastrophyllum* sp., † *Gymnomitrium* sp.].
 17. Dichiton Mont.
- Trib. V. *Lejeuneae* Dmrt.
18. Colura [*Colura*, † *Leptolejeunea* usw.].
 19. Lejeunea Libert. [*Lejeunea*, † *Cololej.* † *Drepanolej.*, es sind aber nicht alle Arten angeführt!].
 20. Symbiezidium Trev. [*Brachiolejeunea*, *Lopholej.* usw.].
 21. Omphalanthus [wie Syn. Hep., also Mischgattung].
- Trib. VI. *Frullanieae* Trev.
22. Bryopteris Lndnb.
 23. Thysananthus Lndnb. } [wie Syn. Hep.].
 24. Ptychanthus Nees
 25. Ptychocolens Trev. [*Aerolejeunea* u. verw. Gattungen].
 26. Marchesinia Gray [*Homalolej.* Spruce usw.].
 27. Frullania Raddi.
- Trib. VII. *Porelleae* Pfeiff.
28. Porella L. [= *Madotheca* p. max. p. darunter aber auch † *Lejeuneaceae*].
 29. Bellincinia Trev. }
 30. Schultesia Raddi } [*Madotheca* p. p.].
 31. Campanea Trev. [*Bazzania* sp.].
- Trib. VIII. *Jungermannieae* Dmrt. ref.
32. Radula Dmrt. — 33. Patarola Trev. [*Radula* sp.].
 34. Martinellia Gray [*Scapania*, † *Blepharidophyllum*, † *Balantiopsis*].
 35. Plagiochila Dmrt.
 36. Mylia Gray [*Leptoscyphus*, † *Southbya*, † *Clasmatocolea*].
 37. Pleurozia Dmrt.
 38. Blepharozia Dmrt. [*Ptilidium*, † *Balantiopsis* sp.].
 39. Sendtnera Endl. [*Mastigophora*].
 40. Micropterygium Lndnb.
 41. Bazzania Gray [*Mastigobryum*, wie in Syn. Hep., darunter sind aber auch *Calypogeia* sp., *Lembidium* sp., *Anastrophyllum* *Donnianum*].
 42. Mastigophora Nees [*Lepidozia*, wie in Syn. Hep.].
 43. Anthelia Dmrt. [*Anthelia*, † *Chandonanthus* sp., † *Prionolobus* sp., † *Cephalozia* sp., † *Lophozia* *incisa*].
 44. Blepharostoma Dmrt. [Mischgattung wie bei Dumortier, vermehrt durch 3 Arten von *Cephalozia*].
 45. Cephalozia Dmrt. [Mischgattung aus mindestens 6 Gattungen, darunter auch *Scapania* *glaucocephala*!].

46. *Lophocolea* [aufgezählt sind nur 4 Arten, darunter eine n. sp.].
 47. *Chiloscyphus* Corda [Arten nicht aufgezählt].
 48. *Odontoschisma* Dmrt. [auch † *Adelanthus*].
 49. *Pleurranthe* Tayl. [= *Harpanthus Flotowianus*!].
 50. *Harpanthus* Nees.
 51. *Jungermannia* L. [*Lophozia*, *Aplozia* und *Gymnocolea* sensu Dmrt., † *Isotachis* usw. usw. — Arten sind nicht aufgezählt].
 52. *Diplophyllia* Trev. [*Diplophyllum* Dmrt., † *Sphenolobus*, † *Anastrophyllum* p. max. p.].
 53. *Dinckleria* Trev. [= *Plagiochila pleurota*].
 54. *Anthoscyphus* Trev. [= *Diploscyphus* De Nat. = *Conoscyphus* Mitt.].
 55. *Gamoscyphus* Trev. [*Chiloscyphus aselliformis*, † *Anastrophyllum puniceum*, † *Sphenolobus groculandicus*, † *Lophozia excisa*, † *Odontoschisma Sandvicense*].
 56. *Gymnoscyphus* Corda [= *Aplozia pumila*!].
- Trib. IX. ***Saccogyneae*** Dmrt.
57. *Lindigiella* Trev. [= *Gongylanthus*].
 58. *Acrobolbus* Nees [auch † *Symphyomitra* sp., † *Tylimanthus* sp.].
 59. *Calypogea* Raddi [= *Gongylanthus* sp.].
 60. *Geocalys* Nees.
 61. *Saccogyna* Dmrt.
 62. *Kantia* Gray.
- Trib. X. ***Fossombronieae*** Trev.
63. *Fossombronina* Raddi. — 64. *Petalophyllum* Gott.
- Trib. XI. ***Noterocladeae*** Trev.
65. *Noteroclada*.
- Subordo II. ***Jungermanniaceae frondosae***.
- Trib. XII. ***Dilaeneae*** Dmrt.
66. *Zoopsis* Hook. et Tayl. [verw. mit *Cephalozia*!].
 67. *Podomitrium* Mitt.
 68. *Pallavicinia* Gray [enthält auch † *Moerckia*].
 69. *Dilaena* Dnat. em. [= *Pallavicinia Lyellii*].
- Trib. XIII. ***Symphyogyneae*** Trev.
70. *Strozzia* Trev.
 71. *Symphyogyna* M. et N. } [= *Symphyogyna*].
 72. *Solenochaetium* Trev. [= *Symph. pulchra* = *S. obovata*].
- Trib. XIV. ***Metzgerieae*** Nees ref.
73. *Hymenophyton* Dum. ref.
 74. *Metzgeria* Raddi.

75. *Acrostolia* Dum. [= *Riccardia* p. p.].

76. *Riccardia* Gray.

Trib. XV. ***Pellieae*** Dum. em.

77. *Papaea* Gray [= *Pellia epiphylla*].

78. *Pellia* Raddi [führt 4 Arten an die alle = *P. Fabbro-niana*!].

Trib. XVI. ***Biagieae*** Dmrt.

79. *Biagia* L. [= *Blasia* L.].

Trib. XVII. ***Podantheae*** Trev.

80. *Podanthe* Tayl. [ist eine foliose Form! = *Lethocolea Drummondii*].

II. Ordo. ***Monocleaceae*** Cohn.

81. *Calobryum* Nees }
82. *Monoclea* Flook. } [wie in Syn. Hep.].

III. Ordo. ***Targioniaceae*** Corda.

83. *Targionia* L. — 84. *Cyathodium* Kunze.

IV. Ordo. ***Marchantiaceae*** Corda.

Trib. I. ***Dichomineae*** Trev.

85. *Dichominum* Neck. [= *Lunularia*].

86. *Rupinia* L. fil. [= *Plagiochasma*, † *Clevea Rousseliana*].

87. *Clevea* Lindb.

Trib. II. ***Marchantieae*** Trev.

88. *Marchantia* L. [beschreibt auch eine sp. nov.].

89. *Cyathophora* Gray [= *Preissia*].

Trib. III. ***Grimaldieae*** Reichenb.

90. *Conocephalus* Neck. [*C. conicus*, hier *C. officinalis* Trev. genannt!]

91. *Sauteria* Nees.

92. *Dumortiera* R. Bl. et Nees.

93. *Spathysia* Nees. [= *Clevea Rousseliana*].

94. *Asterella* P. B. [= *Reboulia*].

95. *Grimaldia* Raddi.

96. *Duvalia* Nees [= *Neesiella* Schiffn.].

Trib. IV. ***Hypenantreae*** Trev.

97. *Hypenantron* Corda }
98. *Rhacotheca* Risch } [= *Fimbriaria*].

V. Ordo. ***Anthocerotaceae*** Trev.

99. *Dendroceros* Nees. — 100. *Anthoceros*. — 101. *Notothylas*.

VI. Ordo. ***Ricciaceae*** Dmrt.

Trib. I. ***Sphaerocarpeae*** Dmrt.

102. *Maisonneuvea* Trev. [= *Riella*].

103. *Sphaerocarpus* Schreb.

- 104. Tessellina Dmrt.
 - 105. Funicularia Trev. [= Boschia Wedd.].
 - Trib. II. **Corsinieae** Hüb. em.
 - 106. Corsinia Raddi [die Spezies wird *C. reticulata* Dmrt. genannt!].
 - Trib. III. **Ricciae** Nees em.
 - 107. Ricciella A. Br.
 - 108. Riccia L. em.
 - 109. Ricciocarpus Corda.
 - 110. Angiocarpus Trev. [= *Thallocarpus* = *Riccia Curtisii*].
-

Dieses System ist eine Erweiterung dessen von Dumortier auf die Hepaticae der ganzen Erde unter diesbezüglicher Mitbenutzung der Syn. Hep. und Einfügung einiger (aber durchaus nicht aller) nach der Syn. Hep. publizierten Gattungen und Arten. Diese Entstehungsweise macht klar, daß die Ungeräumtheiten des Systems von Dumortier hier wieder u. zw. in erweitertem Maß zutage treten. Nur an wenigen Stellen tritt der Einfluß der unvergleichlich besser fundierten Anschauungen der Syn. Hep. als milderndes Element auf; so wird die widersinnige Einteilung der *Jungermanniaceae* wieder durch: *J. foliosae* und *frondosae* ersetzt und die *Fossombromieae* von der unnatürlichen Gemeinschaft mit *Lejeunea* geschieden, wobei allerdings die ersteren zu den foliosen gestellt werden, während ihnen die Syn. Hep. mit bewundernswertem systematischen Scharfsinn bereits ihre richtige Stellung bei den frondosen eingeräumt hatte. Die unnatürliche Hauptgruppe der *Monocleae* wird dabei allerdings von der Syn. Hep. kritiklos wieder übernommen, ebenso erscheint *Zoopsis* wieder unter den frondosen an der Seite von *Pallavicinia* usw.

Was dann an Gattungen aus allen möglichen Verwandtschaftskreisen in den Gruppen und Untergruppen in krausem Durcheinander zusammengeworfen wird übertrifft womöglich noch die Praxis von Dumortier. Ein Blick auf das vorstehende Schema belehrt sofort über diesen heillosen Wirrwar.

Ein Hauptaugenmerk legt der Autor dieser „neuen Klassifikation“ auf die Schaffung möglichst vieler Gattungen; eine große Anzahl derselben sind neu, andere aus der Syn. Hep. unter tunlichster Namensänderung übernommen, die meisten der nicht monotypen aber so entstanden, daß Gattungen der Syn. Hep. zerbröselt werden und die Fragmentchen vom Autor ohne die geringste Kenntniss der Pflanzen, mit denen er hantiert, zu neuen Gattungen kritiklos zusammengewürfelt werden. Die Umgrenzung dieser Gattungen wird dadurch klar ge-

macht, daß die Spezies namentlich angeführt werden¹⁾. Was dabei herauskommt, dafür anstatt vieler nur wenige Beispiele: *Gamoscyphus* Trev. besteht aus: *Chiloscyphus aselliformis*, *Anastrophyllum puniceum*, *Sphenolobus groenlandicus*, *Lophozia excisa* (hier unter zwei Synonymen als verschiedene Arten) und *Odontoschisma sandricense*. — *Mesophylla* setzt sich aus Vertretern von 4 Gattungen zusammen, *Diplophyllia* Trev. aus 3, *Cephalozia* aus 6 (darunter eine *Scapania*!), *Anthelia* aus 5 (darunter *Lophozia incisa*!), *Bazzonia* aus 4, darunter wie bei Dumortier auch *Anastrophyllum Donnianum*, dafür bilden aber zwei typische Bazzanien die neue Gattung 31. *Campanea* Trev., die bei den *Porlellae* untergebracht ist! Andererseits werden wohlbegründete Gattungen in mehrere verzettelt: *Lepidolaena* in 2 (vgl. 11. *Gackströmia* Trev., die in eine andere Tribus gestellt wird), *Madotheca* in 3 (Nr. 28, 29, 30, zu 28. werden aber auch verschiedene *Lejeuneaceae* gerechnet), *Riccardia* in 2 (Nr. 75, 76), *Pallavicinia* in 2 (wobei die typische Art derselben, *P. Lyellii* als Typus einer neuen Gattung auftritt), *Symphyogyna* in 3 (Nr. 70, 71, 72), wobei dieselbe Spezies: *S. obovata* = *S. pulchra* als Typus von zwei verschiedenen Gattungen: 70. *Strozzia* Trev. und 72. *Solenochaetium* Trev. auftritt, ein schlagender Beweis für deren Qualität! die aus 3 sehr nahe verwandten Arten bestehende *Pellia* wird in zwei: 77. *Papaea* und 78. *Pellia* gespalten mit sechs Arten, von denen vier synonym sind! usw.

In der Namensgebung unterscheidet sich Graf Trevisan von dem kongenialen Dumortier dadurch, daß er auch die Gray'schen Namen (in der Endung auf — a) gelten läßt, im übrigen huldigt er aber ebenfalls dem Grundsatz: nomina facere audacter, semper aliquid haeret und erreicht den Rekord, daß er ohne die geringste Kenntnis der von ihm benannten Gattungen und Arten sein Autor-signum „Trevis“ nicht weniger als 553(!) anbringen konnte.

VI. Das System von Richard Spruce (1885).

Richard Spruce, der beste Kenner der neotropischen Lebermoose, die er auf seinen fünfzehnjährigen Reisen im Amazonas und Andengebiet, an Ort und Stelle beobachten konnte²⁾, gab Andeutungen

¹⁾ Wo dies besonders nötig wäre ist es aber absichtlich unterlassen worden, wie z. B. bei 51. *Jungermannia*, wo man sich alles zusammengepfertcht denken muß, was nicht anderweitig genannt ist; so würde diese sich etwa zusammensetzen aus Vertretern von: *Lophozia*, *Aplozia*, *Gymnocolea*, *Jamesoniella*, *Isotachis*, *Anastrophyllum*, *Syzygiella*, *Ptilidiaceen* usw. — Ähnliches gilt von 19. *Lejeunea*.

²⁾ Siehe: Voyage de R. Spruce dans l'Amérique équatoriale pendant les années 1849—1864 (Rev. bryol. 1886). Nekrolog mit Schriftenverzeichnis (Hedw. 1894, p. 202).

über seine neuen systematischen Ansichten bereits in den Schriften: *On Anomoclada* (J. of Bot. 1876) und *On Cephalozia* (1882), legte sein System aber im Zusammenhange dar in seinem für die Formenkenntnis der neotropischen Lebermoose epochalen Werke: *Hepaticae of the Amazon and of the Andes of Peru and Ecuador* (London 1885, bildet den XV. Band der Trans. Bot. Soc. Edinburgh), der Untertitel, unter dem das Buch meistens zitiert wird ist: „*Hepaticae Amazonicae et Andinae*“.

Obwohl sich das System nur auf die neotropischen Formen bezieht, so gibt es doch einen ziemlich vollständigen Überblick, da nahezu alle Gruppen und Gattungen im Gebiete vertreten sind und auf die übrigen ausgiebig in den kritischen Noten verwiesen wird. Das Schema dieses ausschließlich auf einer soliden Formenkenntnis fundierten Systemes ist folgendes:

Ordo: Hepaticae.

Subordo I. Jungermaniaceae.

Tribus I. Jubuleae [*Frullania*, *Jubula*, *Lejeunea*].

„ **II. Jungermanieae.**

Subtrib. 1. Raduleae [*Radula*].

„ 2. Porelleae [*Porella* = *Madotheca*].

„ 3. Ptilidieae [*Isotochis*, *Herberta*, *Lepicolea*, *Chaetocolea*, *Leiomitra*, *Trichocolea*, *Ptilidium*, *Mastigophora*, *Chandonanthus*, *Lepidolaena*].

„ 4. Trigonanthaeae [*Arachniopsis*, *Lepidozia*, *Bazzania*, *Micropterygium*, *Mytilopsis*, *Cephalozia*, *Adelanthus*, *Calypogeia*].

„ 5. Scapanioideae [*Scapania*, *Schistochila*, *Blepharidophyllum*, *Diplophyllum*].

„ 6. Epigoniantheae [*Lophocolea*, *Clasmatocolea*, *Chiloscyphus*, *Leioscyphus*, *Gongylanthus*, *Plagiochila*, *Syzygiella*, *Tylimanthus*, *Symphyomitra*, *Liochlaena*, *Jungermania*, *Nardia*, *Acrobolbus*].

„ 7. Fossombronieae.

§ 1. Fossombronieae typicae [*Fossombronina*, *Noteroclada*].

§ 2. Leptothecaeae. A. Foliosae [*Scalia*].

B. Frondosae [*Symphyogyna*, *Pallavicinia* und *Monoclea*].

„ 8. Metzgerieae [*Aneura*, *Metzgeria*].

Subordo II. Marchantiaceae.

„ **III. Ricciaceae.**

„ **IV. Anthocerotaceae.**

Obwohl dies nirgends ausdrücklich ausgesprochen wird, ist dieses System sicher als „absteigendes“ gedacht. Seine Unzulänglichkeiten bestehen darin, daß es auf die Vierteilung zurückgreift und daß es nicht vollständig ausgeführt ist, so daß eine Anzahl nicht neotropischer Gattungen darin nicht untergebracht sind. Es enthält aber eine Masse von wichtigen Neuerungen, die sich hauptsächlich auf das Bestreben beziehen, innerhalb der Jungerm. natürliche Formen-
gruppen zu schaffen, obwohl auch hier die Umgrenzung und Anordnung derselben mannigfacher Verbesserungen und Verschiebungen bedürftig ist.

1. Eine der wichtigsten Neuerungen besteht in der Auffassung der *Anacrogynae* und *Acrogynae* in Subo. I und daß dafür als Hauptgruppen die *Jubuleae* und *Jungermanieae* (inkl. *anacrog.*) als gleichwertig gegenüber gestellt werden.

Dies entspringt der hier zum ersten Male klar ausgesprochenen, richtigen Erkenntnis, daß die *Jubuleae* eine sehr natürliche Gruppe darstellen, welche sich in wesentlichen Merkmalen von den übrigen Foliosen Jung. scharf unterscheidet, und deren nähere verwandtschaftliche Beziehungen zu irgendeiner Gruppe der letzteren ganz unklar sind.

2. Von den 8 subtrib. der Jungerm. sind alle, mit Ausnahme von 3. und 8. neu geschaffen oder doch völlig neu umgrenzt.

Raduleae und *Porelleae* sind natürliche Gruppen, die bei Lindberg noch mit den *Frullanieae* vereinigt waren.

Die schon von Syn. Hep. unterschiedenen *Ptilidieae* sind hier erweitert durch einige Gattungen.

Die Schaffung der *Trigonantheae* und *Epigoniantheae* ist ein besonders glücklicher Griff¹⁾ und bedeuten in ihrer weit natürlicheren Zusammensetzung einen wesentlichen Fortschritt gegenüber den etwa entsprechenden Gruppen: *Trichomanoideae* (Syn. Hep.), *Lepidozieae* (Lindb.) und *Jungermannideae* (Syn. Hep.), *Jungermanieae* (Lindb.), die man vergleichen möge.

Die *Scapanioideae* sind neu geschaffen, ihre Stellung zwischen 4 und 6 ist aber augenscheinlich nicht die richtige.

Die *Jung. anacrogynae* werden auf die zwei Tribus 7 und 8 verteilt, wobei die schon früher anerkannte Berechtigung der *Metzgerieae* als natürliche Gruppe unanfechtbar ist, jedoch ist die 7. Trib. entschieden zu weit gefaßt, was der Autor fühlte und eine Unterteilung in § 1 und § 2 einführte, wobei aber letzterer immer noch der Mangel der Unnatürlichkeit anhftet, besonders weil auch *Scalia* (= *Calobryum* und *Haplomitrium*) hierher gezogen wird. Auch zeigt sich die Un-

¹⁾ Eine Andeutung dieses Gedankens findet sich übrigens schon in Syn. Hep. durch Ausscheidung von *Calypogeia* aus den *Geocalyceae* und Zuweisung zu den *Trichomanoideae*.

vollständigkeit des Systems hier besonders fühlbar, da nicht ersichtlich ist, wohin die nicht von Spruce selbst namhaft gemachten Gattungen der Anakrogynen zu stellen wären.

3. Die marsupiaten Formen der *Jung.* („Geocalyceen“) werden von Spruce zum ersten Male entschieden aufgeteilt und verschiedenen Tribus zugewiesen, was der richtigen phylogenetischen Erkenntnis entspricht, daß es sich dabei um einen Anpassungscharakter handelt, der in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen wiederkehrt.

4. Die Einteilung der Subtrib. II. *Marchantiaceae* weicht von der durch Leitgeb begründeten wesentlich ab. Im „Conspectus generum“ l. c. p. 557 werden sie so gruppiert: § 1. Involucra et perianthia semper praesentia [*Marchantia*, *Fimbriaria*], § 2. Perianthium nullum [*Dumortiera*, *Aitonia* = *Plagioglasma*], § 3. Involucrum et perianthium omnino nulla [*Clevea*]. Daß diese Einteilung keine natürliche, bezüglich § 3 sogar unrichtige ist, braucht nicht erst betont zu werden, vielleicht ist sie aber auch nur als künstliche zu Bestimmungszwecken gedacht.

5. Das Hauptgewicht legt das Werk von Spruce auf die Systematik der kleinen Einheiten und in diesem Punkte verdankt die Hepaticologie demselben eine solche Fülle von Tatsachen, wie keinem anderen seit der Syn. Hep.

Der auf einer soliden Formenkenntnis begründete systematische Scharfblick Spruce's bewährt sich hier besonders in der Gliederung formenreicher Gattungen in natürliche Verwandtschaftsgruppen. So werden die Gattung *Lejeunea* (sensu lat.) in 37 Untergattungen, *Cephalozia* in 8 Untergattungen, *Jungermania* in 3 (1. *Eujungermania* = *Aplozia*, 2. *Lophozia*, 3. *Anastrophyllum*), *Nardia* in 3 (1. *Eunardia*, 2. *Eucalyx*, 3. *Apotomanthus*) geteilt, die so natürliche Gruppen darstellen, daß sie später zu Gattungen erhoben werden konnten, wobei allerdings die etwas seltsame Nomenklatur, die auf die Prioritätsfrage bisweilen keine Rücksicht nimmt, eine kleine Korrektur erfahren mußte.

VII. Alex. W. Evans, An Arrangement of the Genera of Hepaticae. 1892.

Die im Titel genannte Schrift, eine der ersten Arbeiten des hochverdienten amerikanischen Hepaticologen, ist erschienen in Trans. of the Connecticut Academy, Vol. VIII, 1892. Das darin vorgetragene neue System der Lebermoose basiert in seiner Haupteinteilung und in der Reihenfolge der Gattungen auf der Anordnung, die Lucien M. Underwood in der VI. Aufl. von Gray, Manual of the botany of the northern United States (New York 1890, p. 702—732) aufge-

stellt hat. Dieses System von Underwood nimmt vier Hauptgruppen an, die nicht weiter untergeteilt werden und ordnet in jeder derselben die im Gebiete vertretenen Gattungen nach fortlaufenden Nummern. Das System von Evans ist dem Bedürfnis entsprossen, ein universelles System aufzustellen, in dem alle damals bekannten Gattungen untergebracht sind und kombiniert zu diesem Zwecke mit der Underwood'schen Anordnung Eigentümlichkeiten der Systeme von S. O. Lindberg (siehe oben Kap. III) und von R. Spruce (Kap. VI), weist aber eine auffallende Fülle von originellen Gedanken und Neuerungen auf, die freilich nicht immer einwandfrei sind, wie im folgenden gezeigt werden soll. Der Umfang der Gattungen ist durch die wichtigsten Synonyme und kurze Bemerkungen erläutert. Das Schema des Systems von Evans ist folgendes¹⁾:

Order I. Jungermanniaceae.

Tribe I. **Frullanieae.**

1. Frullania.
2. Jubula.
3. Lejeunea (Kollektivgattung, im Sinne von Spruce!).
4. Myriocolea.
- †5. Radula.
- †6. Porella (Madotheca).
- †7. Pleurozia.

Tribe II. **Ptilidieae.**

8. Ptilidium.
9. Trichocolea.
10. Leiomitra (= Trichocolea p. p.).
11. Chaetocolea.
12. Lepidolaena.
13. Herberta.
14. Lepicolea.
15. Mastigophora.
16. Isotachis.

Tribe III. **Lepidozieae** (entsprechend etwa den *Trigonantheae* Spruce).

17. Lembidium.
18. Mytilopsis.
19. Micropterygium.
20. Bazzania.
21. Sprucella.
22. Lepidozia.

¹⁾ Die nicht in den betreffenden Verwandtschaftskreis gehörigen Gattungen sind durch vorgesetztes † kenntlich gemacht.

- 23. Arachniopsis.
- 24. Cephalozia (im Sinne von Spruce, Kollektivgattung!).
- † 25. Herpocladium.
- 26. Odontoschisma.
- 27. Hygrobella.
- 28. Pigafetta.
- 29. Pleuroclada.
- † 30. Anthelia.
- † 31. Blepharostoma.
- † 32. Chandonanthus.
- 33. Adelanthus.
- 34. Anomoclada.

Tribe IV. **Saccogyneae.**

- † 35. Kantia (Calypogeia).
- 36. Saccogyna.
- 37. Geocalyx.

Tribe V. **Jungermannieae.**

- † 38. Scapania.
- † 39. Schistocalyx (Blepharidophyllum).
- † 40. Diplophyllum.
- 41. Clasmatocolea.
- 42. Lophocolea.
- 43. Diploscyphus.
- 44. Chiloscypus.
- 45. Notoscypus.
- † 46. Psiloclada.
- 47. Plagiochila.
- 48. Mylia.
- 49. Leptoscyphus.
- 50. Harpanthus.
- 51. Liochlaena.
- 52. Symphyomitra.
- 53. Jungermannia (incl. Aplozia, Lophozia, Anastrophyllum, Sphenobolus, Gynnocolea, wie bei Spruce).
- 54. Syzygiella.
- † 55. Temnoma.
- 56. Gymnoscyphus (gen. delendum!).

Tribe VI. **Coelocaulae.**

- 57. Schistochila (Gottschea).
- † 58. Marsupella.
- † 59. Southbya.
- † 60. Arnellia.
- † 61. Nardia.

† 62. *Gymnomitrium*.

† 63. *Prasanthus*.

† 64. *Dichiton*.

Tribe VII. **Acrobolbeae.**

† 65. *Lindigina*.

66. *Acrobolbus*.

67. *Tylimanthus*.

† 68. *Balantiopsis*.

† 69. *Marsupidium*.

† 70. *Calypogeia* (*Gongylanthus*).

Tribe VIII. **Fossombronieae.**

71. *Scalia* (*Haplomitrium*).

72. *Rhopalanthus* (*Calobryum*).

73. *Fossombronina*.

74. *Noteroclada*.

75. *Petalophyllum*.

76. *Calycularia*.

77. *Calobryum* (vide 72!).

78. *Treubia*.

79. *Podomitrium*.

80. *Pallavicinia* (inkl. *Mörckia*).

† 81. *Hymenophyton*.

82. *Symphyogyna*.

83. *Pellia*.

84. *Blasia*.

Tribe IX. **Monocleae.**

85. *Monoclea*.

Tribe X. **Metzgerieae.**

86. *Metzgeria*.

Tribe XI. **Aneureae.**

87. *Aneura* (*Riccardia*).

Order II. **Anthocerotaceae.**

88. *Dendroceros*.

89. *Anthoceros*.

90. *Notothylas*.

Order III. **Marchantiaceae.**

Tribe I. **Marchantieae** (= *Jecorariae* Syn. Hep.).

91. *Marchantia*.

92. *Preissia*.

93. *Hypenanthron* (*Fimbriaria*).

94. *Conocephalus* (*Fegatella*).

95. *Sandea* (= *Conocephali* sp.).

- 96. Sauteria.
- 97. Peltolepis.
- 98. Clevea (inkl. † Exormotheca! vide 114).
- 99. Athalamia (= Plagiochasma sp.).
- 100. Grimaldia (incl. Neesiella).
- 101. Cryptomitrium.
- 102. Asterella (Reboulia).
- 103. Askepas (= Dumortierae sp.).
- 104. Dumortiera.
- 105. Rhacotheca (= Fimbriariae sp.).
- Tribe II. **Lunularieae** (wie Syn. Hep.!).
- 106. Lunularia.
- † 107. Aitonia (Plagiochasma).
- Tribe III. **Targionieae** (wie Syn. Hep.).
- 108. Targionia.
- 109. Cyathododium (inkl. † Monosolenium quod non!).

Order IV. Ricciaceae.

- Tribe I. **Riccieae**.
- † 110. Boschia.
- 111. Riccia. •
- 112. Tessellina.
- † 113. Corsinia.
- † 114. Myrriorhynchus (= Exormotheca, vide 98).
- Tribe II. **Sphaerocarpeae**.
- 115. Riella.
- 116. Sphaerocarpus.
- † 117. Thallocarpus (= Ricciae sp.).

Das vorliegende System ist augenscheinlich als absteigendes gedacht. Es ist, wenn man von dem wissenschaftlich ganz minderwertigen von Trevisan absieht, seit dem Erscheinen der Syn. Hep. das erste, welches universell und bis auf die Gattungen durchgearbeitet ist.

1. Es weicht wie das von Spruce wesentlich von den Leitgebischen Anschauungen ab, zunächst schon durch die hier, wie bei Spruce hervortretende Vierteilung.

2. Die Anordnung der vier Ordnungen ist insofern abweichend, als die *Anthocerotaceae* als 2. Ordnung zwischen *Jungerm.* und *Marchant.* eingeschoben werden, was zwar mit der phylogenetischen Wertung dieser Gruppe nicht im Einklange steht, aber augenscheinlich auf die schon in dem 1882 publizierten System von Goebel zum Ausdruck gebrachten Ansicht zurückgeht, daß die *Anthoc.* mit der *Jungermaniales*-Reihe zusammenhängen.

3. In der ersten Ord. *Jungermanniaceae* wird, wie bei Spruce, auf die von Leitgeb wohl begründete Teilung in *anacrogynae* und *acrogynae* keine Rücksicht genommen, dafür werden 11 gleichwertige Tribus angenommen, die aber fast durchwegs nicht als natürliche Verwandtschaftsgruppen bezeichnet werden können, wenigstens einzelne ganz anderen Verwandtschaftskreisen angehörige Gattungen enthalten.

4. Ein sehr empfindlicher Mangel dieses Systemes besteht darin, daß es nicht nur keine Rücksicht auf die schon von Spruce so stark betonte Sonderstellung der *Jubuleae* (Trib. I, Gatt. 1—4) nimmt, sondern diese mit *Radula*, *Madothea* und *Pleurozia* in eine Tribus vereinigt. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der drei letzten Gattungen untereinander sind überdies gewiß nicht enge genug, um sie in eine Gruppe zu stellen. Die 1. Tribus: *Frullanieae* ist also sicher als eine viel zu weit gefaßte Gruppe zu betrachten, die aus vier heterogenen Elementen besteht.

5. Trib. II. *Ptilidieae* ist ganz im Sinne von Spruce begrenzt, nur ist die schon von diesem mit Recht hierher gehörige Gattung *Chandonanthus* ausgeschieden und an ganz unrichtiger Stelle in Trib. III (Gatt. 32) eingefügt. Auch ist dem Autor entgangen, daß in diese Tribus II (falls man sie überhaupt als einheitliche Gruppe auffaßt, wie er das tut) auch die Gattungen 25, 30, 31 der Trib. III und 55, die an das Ende der Trib. V verwiesen wird, hätten eingereiht werden müssen.

6. Trib. III. *Lepidozieae* entspricht im allgemeinen den *Trigonanthae* von Spruce. Daß aus ihr die Gatt. *Kantia* (35) ausgeschieden wurde und zu Trib. IV gestellt wird, ist auffallend, da schon die Syn. Hep. und auch Spruce ganz richtig ihre Zugehörigkeit zu diesem Verwandtschaftskreise erkannt hatten. — Die Kollektivgattung *Cephalozia* sensu Spruce wird eingeschränkt durch Erhebung von einigen Artengruppen zu eigenen Gattungen (Gatt. 17, 26). Es ist schon oben sub 5 erwähnt worden, daß die Gatt. 25, 30, 31, 32 nicht in diesen Formenkreis gehören.

7. Trib. V vereinigt die *Epigoniantheae* und *Scapanioideae* von Spruce, die dieser bereits ganz richtig als nicht zusammengehörig getrennt hatte, während ein Teil der *Epigoniantheae* (Gatt. 58—63) in ganz unnatürlicher¹⁾ Weise mit *Schistochila* vereinigt werden zu der Trib. VI. *Coelocaulae*. Die Gattung 64. *Dichiton* gehört wieder in einen anderen Verwandtschaftskreis.

Aus Trib. V sind überdies als fremdartige Elemente auszuschneiden Gatt. 46 *Psiloclada* (zu *Lepidozieae*) und 55 *Temnoma* (zu *Ptilidieae*).

¹⁾ Die „Coelocaulie“ von *Schistochila* ist eine total andere Erscheinung, als die teilweise Verwachsung des Perianths mit dem Involucrum bei *Nardia*, *Marsupella* usw.

8. Nachdem schon Spruce (On Cephalozia) zehn Jahre früher mit bewundernswertem systematischem Scharfblick die engen verwandtschaftlichen Beziehungen der meisten marsupiaten Gattungen zu anderen Gattungen ohne Fruchtbeutel, die an verschiedenen Stellen des natürlichen Systems stehen, aufgeklärt hatte, überrascht uns hier die Trib. VII. *Acrobolbeae*, die wieder marsupiate Formen aus vier verschiedenen Verwandtschaftskreisen vereinigt. Konsequenterweise hätte übrigens 60. *Arnellia* in Trib. VII (sie ist mit 65 und 70 nahe verwandt) und nicht zu den Coelocaulales gestellt werden müssen, da sie schon 1889 als marsupiate Form bekannt war. Aber auch 52. *Symphymitra*, die wieder in einer anderen Tribus (V.) steht, hätte hier eingereiht werden müssen, da sie 65 und 70 ganz nahe verwandt ist.

9. Die *Fossombronieae* (Trib. VIII) sind hier im selben viel zu weiten Umfange gefaßt, wie bei Spruce, nur wird hier *Monoclea* als eigene Trib. IX ausgeschieden. Während aber Spruce (siehe oben p. 445) eine den Verwandtschaftsverhältnissen schon etwas Rechnung tragende Untereinteilung versucht hat, sind hier die Gattungen in ziemlich willkürlicher Weise aneinandergereiht; 77. *Calobryum* z. B. steht zwischen dorsiventral-frondosen Gattungen, *Pellia* (83) ist von der nächst verwandten *Noteroclada* (74) weit getrennt usw.

10. Die Sonderstellung der *Metzgerieae* hatte Spruce richtig erkannt und diese als eigene Tribus aufgestellt; sie umfaßt bei ihm die gewiß nahe verwandten Gatt. *Aneura* und *Metzgeria*, welche aber bei Evans in zwei Tribus (X und XI) verteilt werden, was in Hinblick auf andere viel zu weit gefaßte Tribus (z. B. I und VIII) nicht gerechtfertigt erscheint.

11. Ein sehr erheblicher Mangel des Systems von Evans liegt in der Behandlung der Ord. III. *Marchantiaceae*. Evans kehrt hier vollständig auf den Standpunkt der Syn. Hep. zurück; die drei Tribus entsprechen denen der Syn. Hep. in der Begrenzung und nahezu sogar in der Reihenfolge der Gattungen, nur sind die beiden ersten umgestellt. Es ist unbegreiflich, daß Evans die Errungenschaften seiner Vorgänger (besonders Leitgeb's) vollständig ignorierte. Über sonstige Irrtümer bezüglich der Umgrenzung der Gattungen gibt ein Blick auf das obige Schema Aufschluß; es sei hier auf die Vereinigung von *Clevea* und *Exormothea*¹⁾, von *Cyathodium* und *Monosolenium* (Pflanzen, die weder die geringste Ähnlichkeit, noch Verwandtschaft aufweisen), und auf die aus Syn. Hep. übernommene höchst unnatürliche Stellung von *Plagiochasma* neben *Lunularia* besonders aufmerksam gemacht.

¹⁾ Die Gattung *Exormothea* kehrt übrigens als 114. *Myriorrhynchus* nochmals wieder unter den Ricciaceen, mit denen sie auch nichts gemein hat; sie gehört zu den höchst entwickelten Marchantien!

12. Die schon von Lindberg 1875 unterschiedene und von Leitgeb wohl begründete Gruppe der *Corsinieae* unter den Marchantiaceen wird bei Evans ebenfalls ganz ignoriert und die beiden Gattungen: 110. *Boschia* und 113. *Corsinia* unter die *Riccieae* geworfen.

13. Die Ord. IV. *Ricciaceae* enthält (als Trib. II) auch die *Sphaerocarpeae*, eine Idee, die ebenfalls auf die Syn. Hep. zurückgreift¹⁾, die aber schon von Lindberg und Leitgeb abgelehnt wurde, indem sie dieselben der Jungermanniales-Reihe zurechnen. Die Trib. I. *Riccieae* setzt sich mit ihren fünf Gattungen, wie bereits oben angedeutet, aus Vertretern von drei verschiedenen Verwandtschaftskreisen zusammen.

14. Selbst wenn man von den fremdartigen (nicht zugehörigen) Elementen in den einzelnen Gruppen absieht, so zeigt sich sehr oft, daß die Gattungen nicht so angeordnet sind, daß jeweilig nächstverwandte in der Reihenfolge nebeneinander stehen; der Autor hat augenscheinlich auf diesen Umstand kein großes Gewicht gelegt. Besonders klar tritt dies zutage in den Trib. *Fossombronieae* und *Marchantieae*.

Um dieses System richtig zu beurteilen, muß man sich zwei Umstände klar vor Augen halten. Einmal hat der Autor gewiß gar nicht die Absicht gehabt, ein in allen Punkten durchdachtes System zu geben, sondern ein „Arrangement“, in dem die seit der Syn. Hep. neu aufgestellten Gattungen unterzubringen waren, wobei zugleich der Zweck verfolgt wurde, die äußerst schwankende Gattungsnomenklatur festzulegen. Zweitens muß man sich vergegenwärtigen, daß hier eine der allerersten Arbeiten des damals 24jährigen Forschers vorliegt, dem unmöglich die Erfahrung und Formenkenntnis zu Gebote stehen konnte, die zur Entscheidung phylogenetischer Fragen nötig ist. Erstaunlich ist die Fülle neuer und origineller Ideen, über die der junge Hepaticologe schon verfügte. Heute, wo Prof. Evans einer der gründlichsten und kenntnisreichsten Hepaticologen ist, würde er gewiß die Mängel seiner damaligen systematischen Anschauungen genau ebenso objektiv beurteilen, wie das hier vom Referenten geschehen ist. Ein Beweis dafür, daß Prof. Evans selbst schon lange nicht mehr an der Anordnung seines „Arrangement“ festhält, ist der, daß er in seinen neueren Schriften die Gattungen entweder alphabetisch anordnet oder in der Reihenfolge von Schiffner's System (in Nat. Pflanzenfamilien)²⁾.

¹⁾ Neuestens ist aber diese Idee wieder aufgegriffen worden z. B. von Goebel (siehe p. 432).

²⁾ Z. B. Papers from the Harriman Alaska Exped. V. (Proc. Wash. Acad. 1900). Report on the Hep. of Alaska (Bull. Torrey Cl. 1915).

VIII. Das System von V. Schiffner (1893) und die phylogenetischen Anschauungen von J. P. Lotsy (1909).

Durchgeführt ist das System von Schiffner in dessen Bearbeitung der *Hepaticae* in Engler-Prantl, *Natürliche Pflanzenfamilien* I, 3 (erschieden im Sept. 1893). Die leitenden Gedanken bei der Ausführung des Systems waren folgende:

1. Das System sollte ein rein „natürliches“ sein. Bei der Umgrenzung der Gattungen und deren Zusammenfassung zu größeren systematischen Einheiten sollten ausschließlich die phylogenetischen Beziehungen maßgebend sein, ebenso bei der Anordnung der Gruppen bis herab zu den Gattungen.

2. Vage phylogenetische Spekulationen sollten dabei soweit nur irgend möglich ausgeschlossen werden.

3. Das System sollte nicht vom Grunde neu aufgebaut werden, sondern die bisherigen Errungenschaften, soweit sie auf Tatsachen und solider Formenkenntnis fundiert sind, verwerten. Von diesem Gesichtspunkte wurde also das in allen früheren Systemen, sowie in Monographien, floristischen Schriften, Exsiccatenwerken, morphologischen, entwicklungsgeschichtlich-anatomischen Arbeiten usw. niedergelegte Tatsachenmaterial gesichtet und gesammelt, um an seiner Stelle in dem neuen System verwertet zu werden. So wurde der Grundstock für die zum Aufbau des Systems nötigen Daten festgestellt, der aber noch zahlreiche und empfindliche Lücken bezüglich der Umgrenzung der Gruppen und deren verwandtschaftlichen Beziehungen zueinander aufwies. Zur Überbrückung dieser Lücken mußte der Autor mit seinen eigenen Ideen und Anschauungen eintreten, wobei er bemüht war, diese auf Kenntnis der Formen und ihrer morphologischen und anatomischen Verhältnisse zu begründen und sich möglichst fern zu halten von phantastischen und willkürlichen Spekulationen. Dabei mußten viele unklare Fälle, wo widersprechende oder ungenügende Angaben vorlagen, nachuntersucht werden ¹⁾.

4. Die von Lindberg angeregte und von Leitgeb gut begründete Idee, daß die *Hepaticae* drei nebeneinander verlaufende Reihen mit selbständiger Entwicklungsweise aufweisen, welche in den vorhergehenden Systemen nicht berücksichtigt wurde, ist zum Ausgangspunkte gemacht (l. c. p. 6); die drei Entwicklungsreihen sind:

¹⁾ Leider war in einigen Fällen, die hätten nachgeprüft werden sollen (bes. Arten und Gattungen, die von englischen Autoren aufgestellt sind), ein Material nicht erhältlich, in anderen Fällen war das Material unvollständig. Der Autor mußte sich also in solchen Fällen bona fide auf die Angaben in der Literatur verlassen.

I. *Marchantiales*, II. *Jungermaniales*, III. *Anthocerotales*. Die beiden ersten zerfallen nach wohlfundierter früherer Anschauung in je zwei sehr natürliche Gruppen, so daß fünf Untergruppen entstehen, die hier entsprechend der Anlage der „Nat. Pflanzenf.“ als Familien behandelt werden mußten, aber de facto eher den Rang von Ordnungen tragen.

5. Zweifellos die wertvollste neue Idee, die in diesem Systeme liegt, ist die, daß die niedere Organisationshöhe des Gametophyten der *Anthocerothaceae* nicht, wie das bisher allgemein üblich war, als Kriterium für die ursprüngliche (primitive) Natur derselben aufgefaßt wird, sondern daß gerade das Gegenteil der Fall ist, was durch die hier (l. c. p. 7 und 139) zum erstenmal angeregte Beurteilung der Organisationsverhältnisse der Hepaticae im Zusammenhange mit der diesbezüglichen Gesetzmäßigkeit innerhalb des Kreises der Archegoniaten (fortschreitende Reduktion des Gametophyten mit korrelativer Höherentwicklung des Sporophyten) erwiesen wird. Die Richtigkeit dieser Idee, welche für die Beurteilung der Phylogenie der Hepaticae von grundlegendem Werte ist, ist seither von fast allen Systematikern und Phylogenetikern anerkannt.

Dementsprechend ergibt sich für das System die fundamentale Neuerung, daß die *Anthocerothaceae* als die phylogenetisch höchststehende Gruppe der Hepaticae an das Ende des als „aufsteigend“ gedachten Systems gestellt werden¹). Daraus ergibt sich ferner die Anordnung der beiden anderen Reihen in dem geradlinigen System, welche beide phylogenetisch gleichwertig (parallel) aufgefaßt sind und also hätten vertauscht werden können. Es wurden aber die *Jungermaniales* den *Marchantiales* nachgestellt, weil die Anschauung Leitgeb's, daß die *Anthocerotales* sich aus letzteren, nicht aber von den *March.* ableiten lassen, als begründet angenommen wurde.

6. Die Unterteilung der *Marchantiales* in zwei Familien (besser Ordnungen) und die der 2. Fam. *Marchantiaceae* beruht durchaus auf der von Leitgeb begründeten Abgrenzung von auch heute noch als ganz natürlich zu bezeichnenden Verwandtschaftsgruppen und insofern stellt diesbezüglich das vorliegende System einen Fortschritt gegenüber den unmittelbar vorhergehenden dar, welche die Errungenschaften Leitgeb's ignorieren und mehr weniger auf den Standpunkt der Syn. Hep. zurückgreifen.

Die meisten Neuerungen enthält das System in der Unterteilung der beiden ebenfalls von Leitgeb aufgestellten Familien (besser

¹) Die l. c. p. 139 gemachte Bemerkung, daß S. O. Lindberg bereits dieser Ansicht war, beruht auf einem Irrtum, der auf eine mißverständene Stelle in der Schrift: *On Zoopsis* (J. Linn. Soc. 1872) zurückgeht, da das System Lindberg's als „absteigendes“ gedacht ist, nicht „aufsteigend“, wie fälschlich angenommen wurde.

Ordnungen, ebenso die Subfam. besser als Familien, was auch von den Jungermaniales gilt) der Jungermaniales-Reihe, die sich aber leichter an dem Schema des Systems erläutern lassen, weswegen dieses hier zunächst folgen möge:

I. Reihe: Marchantiales.

Fam. I. Ricciaceae.

1. Riccia.
2. Ricciocarpus.
3. Tessellina (per errorem „Tesselina“).
- Gen. dubium: Cronisia Berk.

Fam. II. Marchantiaceae.

Subfam. I. Corsinioideae.

1. Corsinia.
2. Funicularia.

Subf. II. Targionioideae.

3. Targionia.
4. Cyathodium.

Subf. III. Marchantioideae.

III. 1. Astroporeae.

5. Peltolepis.
6. Sauteria.
7. Clevea.
- ¹⁾† 8. Exormotheca (gehört zu III. 3).
- † Gen. dubium: Spathysia (= Clevea Rousseliana).
- † „ „ Athalamia (= Plagiochasma sp.).

III. 2. Operculatae.

9. Aytonia (Plagiochasma).
10. Reboulia.
11. Grimaldia.
12. Neesiella.
- † 13. Cryptomitrium (ad III. 3).
14. Hypenanthron (Fimbriaria).

III. 3. Compositae.

15. Conocephalus.
16. Lunularia.
17. Dumortiera.
18. Chomiocarpon.
19. Marchantia.
- Gen. dubium: Sandea (= Conocephali sp.).

¹⁾ Die dubiösen Formen, welche seither aufgeklärt wurden und diejenigen deren Stellung durch neuere Forschungen als unrichtig befunden wurde, sind durch vorgesetztes † kenntlich gemacht.

II. Reihe: Jungermaniales.**Fam. I. Jungermaniaceae anacrogynae.**Tribus I. *Sphaerocarpoideae*.

- † 1. Thallocarpus (est Ricciae sp.).
- 2. Sphaerocarpus.

Trib. II. *Rielloideae*.

- 3. Riella.

Trib. III. *Metzgerioideae*.

- 4. Riccardia.
- 5. Metzgeria.
- 6. Hymenophyton (Sekt. 1. Podomitrium, 2. Umbraculum).

Trib. IV. *Leptothecae*.

- 7. Pallavicinia (Subgen. 1. Eupallavicinia, 2. Möreikia, 3. Mittenia).
- 8. Symphyogyna.
- 9. Monoclea.

Trib. V. *Codonioideae*.

- 10. Pellia.
- 11. Blasia.
- 12. Calycularia.
- 13. Noteroclada.
- 14. Treubia.
- 15. Petalophyllum.
- 16. Fossombronia.
- 17. Simodon (an Fossombroninae sp.?).

Trib. VI. *Haplomitrioideae*.

- 18. Haplomitrium.
- 19. Calobryum (inkl. Rhopalanthus Lindb.).

Fam. II. Jungermaniaceae acrogynae.Subf. I. *Epigoniantheae*.

- 1. Gymnomitrium.
- 2. Marsupella.
- 3. Nardia (Subgen. 1. Mesophylla, 2. Eunardia, 3. Eucalyx, 4. Chascostoma).
- 4. Prasanthus.
- 5. Notoscyphus.
- 6. Southbya.
- 7. Arnellia.
- 8. Calypogeia.
- 9. Symphyomitra.
- 10. Aplozia (Sekt. 1. Typicae, 2. Luridae, 3. Liochlaena).
- 11. Jamesoniella.

12. *Anastrophyllum*.
13. *Lophozia* (Subg. I. *Eulophozia*, †II. *Mesoptychia*, III. *Sphenolobus*).
- Gen. dub. *Anastrepta* (Stellung hat sich als richtig erwiesen).
- „ „ *Cephaloziopsis* ¹⁾.
- † 14. *Dichiton* (ad Fam. nov. *Cephaloziellaceae* Douin et Schffn.).
15. *Acrobolbus* (Subg. I. *Marsupellopsis* Schffn., II. *Lophoziopsis*, III. *Lophocoleopsis*).
16. *Tylimanthus*.
17. *Syzygiella*.
18. *Plagiochila* (Einteilung nach Spruce).
19. *Pedinophyllum*.
20. *Mylia*.
21. *Leioscyphus*.
22. *Clasmatocolea*.
- † 23. *Apotomanthus* (wird neuerer Zeit mit *Nardia* vereinigt).
24. *Lophocolea*.
25. *Conoscyphus*.
26. *Chiloscyphus* (Sekt. I. *Alternifolii*, II. *Bicornuti*, III. *Plagiochiloides*).
27. *Harpanthus*.
28. *Saccogyna* (inkl. *Geocalyx*).
- † Gen. dub. *Gymnoscyphus* (= *Aplozia pumila* fide Schiffner).
- Subf. II. ***Trigonanthae***.
29. *Protocephalozia*.
30. *Pteropsiella*.
31. *Zoopsis*.
32. *Eucephalozia* (= *Cephalozia* sensu str.).
33. *Nowellia*.
34. *Alobiella*.
35. *Hygrobiella*.
36. *Pigafettoa* (viell. zu *Ptilidiaceae*?).
- † 37. *Prionolobus* } Bilden eine eigene Fam. *Cephaloziellaceae*
- † 38. *Cephaloziella* } Douin et Schffn.²⁾, die den *Ptilidiac.* näher steht.
39. *Lembidium*.
40. *Odontoschisma*.

¹⁾ Die Gattung ist vielleicht besser einzuziehen und die Arten bei *Sphenolobus* (wie bei Stephani, Spec. Hep.) unterzubringen. Ihre Stellung im System war also richtig.

²⁾ Publiziert in: Douin, *Ceph. obtusa* (Rev. br. 1913, p. 66).

- 41. Adelanthus.
- 42. Mursupidium.
- 43. Kantia (Calypogeia).
- 44. Anomoclada.
- 45. Bazzania (11 Sektionen, nach Stephani).
- 46. Micropterygium.
- 47. Mytilopsis.
- 48. Mastigopelma.
- 49. Psiloclada.
- 50. Sprucella.
- 51. Pleuroclada.
- 52. Lepidozia (Subg. I. Eulepidozia, II. Microlep.).
- 53. Telaranaea.
- 54. Arachniopsis.

Subf. III. ***Ptilidioideae***.

- 55. Blepharostoma.
- 56. Chandonanthus.
- 57. Anthelia.
- 58. Herpocladium.
- 59. Isotachis.
- 60. Herberta.
- 61. Lepicolea.
- 62. Chaetocolea.
- 63. Mastigophora.
- 64. Ptilidium.
- 65. Lepidolaena.
- 66. Trichocolea (Sekt. I. Hirtiflora, II. Laeviflora = Leio-
mitra).

Subf. IV. ***Scapanioideae***.

- 67. Schistochila.
- 68. Balantiopsis.
- 69. Diplophyllum.
- 70. Blepharidophyllum (Schistocalyx).
- 71. Scapania (Martinellia).

Subf. V. ***Stephaninoideae*** (Raduloideae).

- 72. Stephanina (Radula).

Subf. VI. ***Pleurozioideae***.

- 73. Pleurozia (Physotium).

Subf. VII. ***Bellincinioideae*** (Madothecoideae).

- 74. Bellincinia (Madotheca, Porella).

Subf. VIII. ***Jubuloideae***.

VIII. 1. ***Lejeuneae***.

- 75. Metzgeriopsis.
- 76. Myriocolea.

77. Colurolejeunea.
 78. Diplasiolejeunea.
 79. Cololejeunea.
 80. Eulejeunea (Subgen. I. Eulej. s. str., II. Microlej.).
 81. Cheilolejeunea.
 82. Pycnolejeunea.
 83. Euosmolejeunea.
 84. Hygrolejeunea.
 85. Taxilejeunea.
 86. Macrolejeunea.
 87. Otigoniolejeunea.
 88. Ceratolejeunea.
 89. Leptolejeunea.
 90. Drepanolejeunea.
 91. Trachylejeunea.
 92. Harpalejeunea.
 93. Strepsilejeunea.
 94. Crossotolejeunea.
 95. Prionolejeunea.
 96. Anomalolejeunea.
 97. Odontolejeunea.
 98. Dicranolejeunea.
 99. Marchesinina (Homalo-Lejeunea Spr.).
 100. Brachiolejeunea.
 101. Acrolejeunea (Ptychocoleus).
 102. Lopholejeunea.
 103. Caudalejeunea.
 104. Mastigolejeunea.
 105. Thysananthus.
 106. Bryopteris.
 107. Ptychanthus.
 108. Archilejeunea.
 109. Platylejeunea (Symbiezidium).
 110. Anoplolejeunea.
 111. Peltolejeunea.
 112. Omphalanthus.
 113. Neurolejeunea.
 114. Stictolejeunea.
- VIII. 2. **Frullanieae.**
115. Jubula.
 116. Frullania (Subg. I. Chonanthelia, II. Trachycolea, III. Homotropantha, IV. Meteoripsis, V. Thyopsiella, VI. Diastaloba).

III. Reihe: Anthocerotales.

Fam. Anthocerotaceae.

1. Notothylas.
2. Anthoceros.
3. Dendroceros.

7. In der geradlinigen Anordnung dieses Schemas konnten die phylogenetischen Anschauungen des Autors nicht restlos zum Ausdrucke gebracht werden. Diese sind aber genügend angedeutet in den Kapiteln „Verwandtschaftliche Beziehungen“, die bei jedem größeren Abschnitte im allgemeinen Teile zu finden sind (l. c. p. 6, 13, 24, 48, 72—75, 139). Wenn auch nicht alle der dort ausgesprochenen Ideen nach unserer gegenwärtigen Erfahrung zu halten sein werden, so hält doch der Autor dieselben für einen der wichtigsten Teile seiner Arbeit ¹⁾.

8. Zahlreiche Gruppen und Gattungen wurden in neuer Weise umgrenzt; im ersten Falle ist die Auffassung des Autors durch die vollständig angeführten Gattungen, bei letzteren durch die Synonyme, die Diagnose und Anführung einiger charakteristischer Arten genügend gekennzeichnet.

9. Die wesentlichsten Neuerungen bezüglich der *Jungerm. anacrogynae*, welche in den Systemen von Spruce und Evans nicht als Hauptgruppe der *Jungermaniales* unterschieden wurden, hier aber wieder aufgenommen wurden, sind folgende. a) *Sphaerocarpus* und *Riella* werden als Vertreter von zwei getrennten Tribus aufgefaßt und von den Ricciaceen wieder in die *J. anacr.* versetzt. b) Den *Metzgerioideae* (bei Evans zwei Tribus, X und XI) wird die Gattung *Hymenophyton*, die bei Evans an unrichtiger Stelle stand, eingegliedert. c) Tr. IV. *Leptothecaceae* (bei Spruce Untergruppe der *Fossombr.*) werden durch Ausscheidung der *Haplomitrioidae* reformiert und letztere als Tr. VI an die Spitze der *J. anacr.* verwiesen. d) Tr. V. *Codonieae* (bei Evans nicht unterschieden) entspricht etwa den *Fossombr.* § 1. *Typicae* von Spruce, aber durch 6 Gattungen erweitert. — Die Anordnung der Gruppen (Stellung der foliosen Formen an die Spitze der Reihe) entspringt der, vielleicht auf einem Irrtume

¹⁾ Leider wurde dem Autor für seine Bearbeitung der Hepaticae von den Herausgebern der „Nat. Pffam.“ ein so minimaler Raum bewilligt, daß vieles, was hätte ausführlicher begründet werden sollen, nur angedeutet werden konnte. Besonders mußten im Text alle Literaturhinweise vermieden werden, wodurch dem Autor die Möglichkeit benommen war, das, was in der Arbeit auf seine eigenen Ideen und seine Untersuchungen zurückgeht, kenntlich zu machen, was zur Folge hatte, daß seine Arbeit von einem hervorragenden Forscher, vielleicht nicht ganz gerechter Weise, als bloße „Kompilation“ bezeichnet wurde.

beruhenden, Idee, daß die foliosen aus den frondosen abzuleiten sind. Die Sonderstellung der *Metzgerioideae*, die in der geradlinigen Reihe nicht zum Ausdrucke gebracht werden konnte und deren vermutliche phylogenetischen Beziehungen zu den *Jubuleae*, wurde anderwärts wenigstens angedeutet (l. c. p. 48, 74).

10. Weitgehende Reformen finden sich in der Gruppe *Jungerm. acrogynae*. Die Sonderstellung, welche Spruce den *Jubuleae* anweist, ist zwar im System nicht ausgedrückt, es ist aber darauf ausdrücklich (l. c. p. 72) hingewiesen; sie werden hier im Sinne von Spruce begrenzt, nicht aber in dem viel zu weiten Umfange bei Evans. Neu aufgestellt ist die Subf. *Pleurozieae*; die übrigen Gruppen gehen auf Spruce zurück, mußten aber vielfach weiter ausgebaut und anders angeordnet werden, besonders die Stellung der *Scapanioideae* schien unnatürlich. Die Stellung der *Epigoniantheae* als niederste Gruppe entspringt der übernommenen Anschauung, daß sie direkte Beziehungen zu den foliosen Anakrogynen haben, was wohl nach unseren heutigen Erfahrungen kaum richtig ist.

11. Besondere Sorgfalt verwendete der Autor auf die möglichst natürliche Anordnung der Gattungen in den Gruppen. Über die durch das geradlinige System bedingten Beschränkungen vgl. man oben sub 7. Immerhin ist es gelungen, stets Gattungen in der Reihe nebeneinander zu stellen, welche nach den Ansichten des Autors tatsächliche engere phylogenetische Beziehungen aufweisen. Die diesbezüglich erzielten Fortschritte werden am besten klar, wenn man die Reihenfolge mit der in dem „Arrangement“ von Evans (Kap. VII) vergleicht.

12. Um die Umgrenzung der Gattungen möglichst natürlich zu gestalten, worauf der Verf. großes Gewicht legte, waren sehr zahlreiche Nachuntersuchungen strittiger Formen nötig. Die diesbezüglichen Reformen betreffen sehr zahlreiche Gattungen (so z. B. die der marsupiaten Formen, die bisher wenig geklärt waren). Ferner wurden einige Misch- und Kollektivgattungen (z. B. *Jungermania*¹⁾, *Cephalozia*, *Lejeunea*) in ihre natürlichen Verwandtschaftsgruppen aufgelöst und diese als Gattungen an den entsprechenden Stellen eingereiht.

Das hier besprochene System, welchem zugebilligt werden dürfte, daß es seit dem Erscheinen der Syn. Hep. das vollständigste und am besten durchgearbeitete ist, hat in den 23 Jahren seines Bestehens

¹⁾ Die Gattung *Jungermania* L. ist hier aus den l. c. p. 82 nota angeführten Gründen endgültig aufgelassen. Später tauchte dieser zählbeige Name freilich wieder hier und da bald für *Aplozia*, bald für *Lophozia* auf, was der Klarheit der Begriffe nicht eben förderlich war.

keinen erheblichen Widerspruch gefunden, wenn man von den Anschauungen Goebel's (Reduktionstheorie), die mit sämtlichen bisherigen systematischen Ansichten über die Lebermoose nicht in Einklang zu bringen sind (vgl. Kap. IV) und den Systemen von C. Warnstorf und R. v. Wettstein absieht, die später besonders besprochen werden müssen. Es ist bis auf die Gegenwart nahezu ausnahmslos allen systematischen, floristischen und z. T. auch den rein phylogenetischen Publikationen über Hepaticae zugrunde gelegt¹⁾ oder, wenn auf die Nennung der größeren Gruppen verzichtet wird, wie in dem großen deskriptiven Werke von Stephani, *Species Hepaticarum*, ist dies doch klar dokumentiert durch die nahezu unveränderte Reihenfolge der Gattungen²⁾. Auch in der neuen Monographie der europäischen Lebermoose von K. Müller (in Rabenh. Kryptog. Fl. II. Aufl. 1906—1916) ist dieses System ausgeführt³⁾. Die Änderungen, die Müller vorgenommen hat, sind außer einigen Namensänderungen folgende: Die *Jung. anakrogynae* werden (nach Goebel) zunächst untergeteilt in I. *Anelaterae*, II. *Elatereae* und letztere in 6 Gruppen durch Spaltung der *Metzgerioideae* und *Codonioideae* in je 2 Gruppen. Ferner ist die schon von Spruce und Schiffner betonte Sonderstellung der *Jubuleae* auch im System zum Ausdruck gebracht (Unterrord. I. *Jungermannieae* Spruce, II. *Jubuleae* Spruce). Wesentliche Neuerungen sind nicht getroffen.

Hier anschließend möge eine kurze Besprechung das von **Marshall Avery Howe** in seinem prächtigen Florenwerke: *The Hepaticae and Anthocerotales of California* (Mem. Torrey Bot. Club 1899)

¹⁾ So z. B. auch dem Syllabus der Pflanzenfamilien von A. Engler 1898 u. ff. Der Unterschied besteht lediglich darin, daß Engler die *Anthocerotales* nicht an die Spitze des Systems, sondern als II. Reihe hinstellt, was wohl auf Eichler, Syllabus, III. Aufl. 1883, IV. 1886 zurückgeht. In der I. Aufl. (1892) des Syllabus von Engler ist ein anderes System der Hepaticae angewandt: Die 3 Reihen wie bei Leitgeb, die Einteilung der I. *Marchantiales* ebenfalls nach Leitgeb: II. Reihe *Anthocerotales*, III. Reihe *Jungermanniales*, Einteilung in *Anacrogynae* und *Acrogynae* nach Leitgeb, die Unterteilungen nach Syn. Hep.

²⁾ Die Neuerungen bei Stephani l. c. beziehen sich nur auf folgende nicht wesentliche Punkte. Aufgelassene Gattungen sind: *Cephalozopsis* gen. dub. (zu *Sphenolobus*), *Pedinophyllum* (zu *Plagiochila*), *Clasmatocolea* z. T. (zu *Leioscyphus*), *Anomoclada* (zu *Odontoschisma*), *Telaranea* (zu *Lepidozia*). Umgestellt sind: *Tylimanthus* (nach *Plagiochila*), *Harpanthus* (nach *Lophocolea*), *Pleuroclada* (nach *Pigafetta*) und vor *Lembidium*, sicher an unrichtiger Stelle!), *Mastigopelma* (nach *Bazzania*), *Frullania* vor den *Lejeuneae* (letzteres wohl aus einem rein praktischen Grunde).

³⁾ K. Müller, l. c. I, p. 134: „Wie bei Schiffner findet man jetzt in fast allen hepaticologischen Veröffentlichungen die Lebermoose aneinandergereiht. Auch die vorliegende Lebermoosflora wird diese einmal eingebürgerte Anordnung im großen und ganzen beibehalten, zumal sich bis jetzt kaum eine Veranlassung gefunden hat, davon abzuweichen.“

gegebene System finden. Da der Autor das Hauptgewicht auf die Speziesbeschreibung legt, ist das System nur bis auf die größeren Gruppen ausgeführt. In der Umgrenzung derselben, sowie der Gattungen und in der Anordnung der letzteren folgt es vollständig dem System von Schiffner. Die Neuerungen beschränken sich nur auf folgende Punkte: 1. Für die beiden Familien der *Jungermaniaceae anacrogynae* und *Jung. acrogynae* werden neue Namen eingeführt: *Metzgeriaceae* und *Jungermanniaceae*. 2. Der Cl. I. *Hepaticae* wird als gleichwertig die Cl. II. *Anthocerotales* gegenübergestellt. Angeregt wurde dieser Gedanke von L. M. Underwood (Bot. Gaz. 1894, p. 347 ff.), nicht, wie bisweilen angegeben wird, von L. A. Gayet (in Ann. sc. nat. 1897, p. 243, 244) und später von Campbell, Mosses and Ferns, I. Aufl. 1905, p. 159 propagiert, hier findet er sich zum ersten Male im System zum Ausdruck gebracht.

Die phylogenetischen Anschauungen von J. P. Lotsy.

Es handelt sich hier zunächst nur um die Anschauungen bezüglich der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Gruppe der Lebermoose. Sie sind vorgetragen in J. P. Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte, II. Bd., 1909. Da sie sich fast vollständig mit den von Schiffner in seiner soeben behandelten Schrift vertretenen Ansichten decken, so mögen sie, obwohl sie von diesen durch einen Zeitraum von 17 Jahren getrennt sind, hier anschließend behandelt werden.

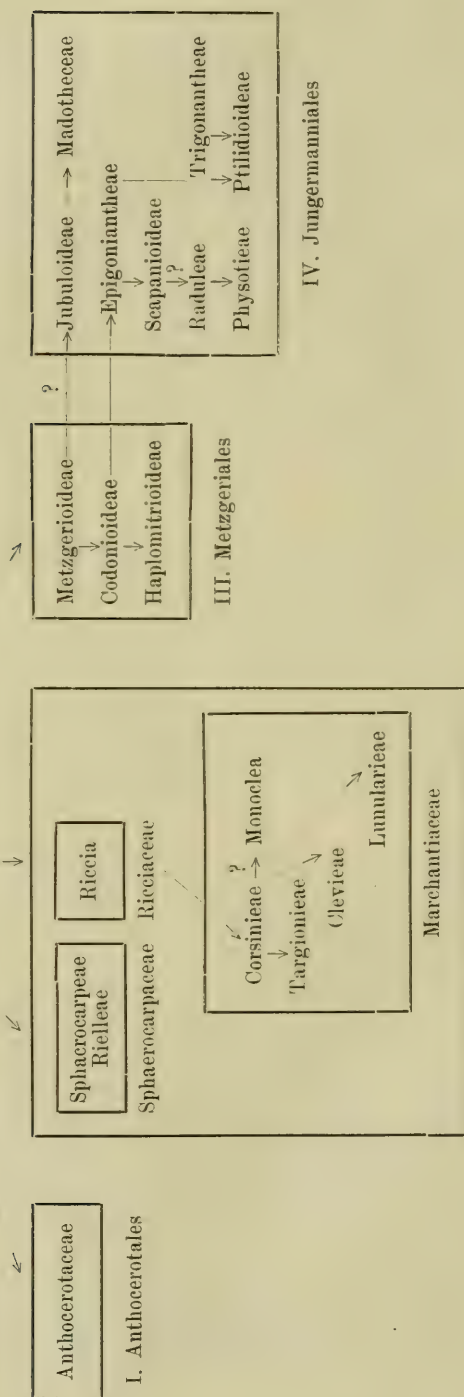
Lotsy hat seine phylogenetischen Ansichten in Form von Stammbäumen übersichtlich zusammengefaßt. Aus dem l. c. p. 212 gegebenen Schema sind die wesentlicheren Punkte, in denen er abweicht, klar ersichtlich (siehe S. 466).

Die Neuerungen, welche hier ausgedrückt werden, sind folgende:

1. Von der hypothetischen Stammform ausgehend werden vier Reihen unterschieden, indem die III. *Metzgeriales* (entsprechend den *Jungerm. anacrogynae*) Selbständigkeit erhält; da aber die IV. aus dieser hergeleitet wird und auch die diphyletische Abstammung der letzteren (*Jubuloideae* mit möglichen Beziehungen zu *Metzgerioideae* und *Epigoniantheae* zu *Fossombronia*) bereits von Schiffner angedeutet wurde (siehe oben), so liegt hier dem Sinne nach eigentlich dieselbe Idee zugrunde.

2. Die *Anthocerotales* werden als primitivste Reihe (im Gegensatz zu Schiffner) betrachtet wegen des Chromatophors mit Pyrenoid, indem die *Hepaticae* von den *Isocontae* hergeleitet werden. Es sei dazu bemerkt, daß die Anschauung Schiffner's von fast

Sphaeroriceia (hypothetische Stammform).



allen anderen Phylogenetikern bis zur Gegenwart als feststehend betrachtet wird.

3. Die *Sphaerocarpaceae* werden den *Marchantiales* zugewiesen, innerhalb welcher sie eine besondere (die niederste) Entwicklungsreihe darstellen. *Monocleae* wird (allerdings mit?) auch zu den *Marchantiales* gestellt¹⁾. Die *Astroporeae* und *Operculatae* Leitgeb's werden zwar unterschieden, jedoch (vielleicht mit Recht) zu einer größeren Gruppe: *Cleveae* vereinigt.

4. Die Behandlung der *Metzgeriales* beruht auf der gleichen vermutlich unrichtigen Idee, wie bei Schiffner, daß die foliosen Formen von den frondosen abzuleiten sind. Die direkte Herleitung der *Codonioideae* aus den *Metzgerioideae* dürfte sich schwerlich begründen lassen. Die Einteilung der *Metzgeriales* folgt im wesentlichen K. Müller (siehe oben), die Einreihung von *Hymenophyton* in die *Diplolaenaceae* dürfte sich kaum rechtfertigen lassen.

5. Die direkte Ableitung der *Raduleae* aus den *Scapanioideae* wird von Lotsy mit Recht als fraglich hingestellt.

6. Die Umgrenzung der Untergruppen und Gattungen ist genau in demselben Sinne wie von Schiffner aufgefaßt und auch dessen Ansichten über die gegenseitigen verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen hat Lotsy restlos übernommen; die Stammbäume der *Epigomanthae* (Lotsy l. c. p. 167) und der *Trigonanthae* (p. 183) sind eine bis ins letzte Detail genaue graphische Darstellung der von Schiffner l. c. p. 73 geäußerten phylogenetischen Anschauungen, ferner vergleiche man den nahezu wörtlich übernommenen Passus über die Beziehungen der *Ptilidioideae* (Lotsy l. c. p. 193)²⁾.

An das Schema von Lotsy schließt sich eng an *Oltmanns* in der Einteilung, die er seiner Besprechung der Lebermoose in Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. VI, 1912, p. 1068 ff. zugrunde legt:

¹⁾ Über diese Frage ist an anderer Stelle dieser Schrift bereits die Rede gewesen. Man vgl. auch: Schiffner, Phylogenet. Studien üb. d. Gattung *Monoclea* (Öst. bot. Zeit. 1913).

²⁾ Der Referent möchte diese Gelegenheit benützen, diejenigen, welche der Hepaticologie ferner stehen und eine gründlichere Orientierung in dieser schwierigen Materie suchen, auf das Werk von Lotsy besonders hinzuweisen und auf die reichen, sehr geschickt ausgewählten Illustrationen und die äußerst handlich angeordneten Literaturverzeichnisse die Aufmerksamkeit lenken. Überhaupt ist das Buch in bezug der Anlage, wodurch die mühelose Auffindbarkeit jedes Details in der ungeheuren Masse des gebotenen Stoffes ermöglicht wird, geradezu ein vorbildliches Meisterwerk.

I. Anthocerotales.	II. Marchantiales.	III. Metzgeriales.	IV. Jungermanniales.
	Fam. 1: Ricciaceae.	A. Dorsiventral thallöse Formen:	Werden nicht untergeteilt.
	Fam. 2: Sphaerocarpaceae.	<i>Metzgerioideae</i> <i>Codonioideae</i> .	
	Fam. 3: Marchantiaceae.	B. Radiär be- blätterte Formen: <i>Haplomitroideae</i> .	

Die Teilung in vier Reihen tritt hier schärfer hervor, als bei Lotsy, wo sie eigentlich nur scheinbar ist, indem Lotsy die *Jungerm.* von den *Metzgeriales* ableitet, sie also phylogenetisch eine Einheit bilden. Von den Anschauungen Lotsy's weicht Oltmanns dadurch ab, daß sich nach seiner Ansicht die *Metzgeriales* wohl an die *Sphaerocarpaceae* anschließen (p. 1076), was der Ansicht Schiffner's näher kommt.

IX. Das System von C. Warnstorf (1903).

Unter den neueren Systemen nimmt das von C. Warnstorf in Kryptogamenflora der Mark Brandenburg I. 1903 publizierte durch seine seltsamen Neuerungen eine Sonderstellung ein. Es bezieht sich nur auf die im genannten Gebiete vertretenen Formen und ist augenscheinlich als „aufsteigendes“ gedacht. Das Schema ist folgendes:

I. Ord.: Marchantiaceae.

1. Fam. Ricciaceae.
2. „ Marchantieae.

II. Ord.: Jungermanniaceae.

I. Sect.: Jungermannieae frondosae.

3. Fam. Dilaeneae [Dilaena = Pallavicinia, Mörckia].
4. „ Metzgerieae [*Metzgeria*].
5. „ Haplolaeneae [*Pellia*].
6. „ Aneureae [*Aneura* = *Riccardia*].

II. Sect.: Jungermannieae subfrondosae.

7. Fam. Blasieae.
8. „ Fossombronieae.

III. Sect.: Jungermannieae foliosae.

9. Fam. Haplomitrieae.
10. „ Alicularieae [*Sarcoscyphus*, *Alicularia*].

11. Fam. *Jungermannieae* [*Aplozia*, † *Diplophyllum*, *Plagiochila*, † *Scapania*, *Jungermannia*, † *Cephalozia*, † *Cephaloziella*, † *Blepharostoma*, † *Odontoschisma*, *Lophocolea*, *Chiloscyphus*.
12. „ *Lepidozieae* [*Lepidozia*, *Pleuroschisma* (= *Bazania*)].
13. „ *Ptilidieae* [*Ptilidium*, *Trichocolea*].
14. „ *Platyphylleae* [*Radula*, *Madotheca*].
15. „ *Jubuleae* [*Frullania*, *Lejeunea*].
16. „ *Saccogyneae* [*Kantia*, *Geocalyx*].

III. Ord.: *Anthocerotaceae*.

17. Fam. *Anthoceroteae*.

Dieses System mutet in Anbetracht des Umstandes, daß es im 20. Jahrhundert entstanden ist, ganz anachronistisch an. In vielen Punkten greift es auf den Standpunkt der Syn. Hep. zurück, aber selbst manche gute phylogenetische Erkenntnisse der Syn. Hep. (wie z. B. die nächste Verwandtschaft von *Metzgeria* und *Aneura*, die Zugehörigkeit von *Kantia* zu den *Lepidozieae* = *Trichomanoideae* Syn. Hep. usw.) sind hier nicht zum Ausdrucke gebracht.

Die neue Gruppe der *Jung. subfrondosae* ist keine glückliche, noch weniger die ganz unberechtigte neu begründete Fam. 10. *Alicularieae*, während die Fam. 11 sich aus Gattungen der: 1. *Epigoniantheae*, 2. *Scapanioideae*, 3. *Trigonantheae*, 4. *Ptilidioideae* zusammensetzt, die noch dazu ganz wirr durcheinandergewürfelt erscheinen.

Die Gattungsbegrenzungen sind bisweilen auch recht seltsam; so umfaßt z. B. *Diplophyllum* auch *Sphenolobus*, *Aplozia* auch Arten von *Leptoscyphus*, *Jamesoniella* und *Nardia*, obwohl die anderen *Nardia*-Arten in einer ganz anderen Familie untergebracht sind.

Die unnatürliche Vereinigung von *Radula* und *Madotheca* zu der Fam. *Platyphylleae* ist ein längst glücklich überwundener Standpunkt der Syn. Hep.; ebenso beweist die Stellung der *Haplomitriaceae*, daß die Forschungen Leitgeb's und die phylogenetischen Errungenschaften des letzten halben Jahrhunderts an dem Autor ziemlich spurlos vorübergegangen sind.

Dieses System bildet zweifellos den schwächsten Punkt des bezüglich seines deskriptiven und floristischen Teiles, sowie seiner Brauchbarkeit als Bestimmungsbuch ganz vorzüglichen Werkes des verdienten Bryologen und dürfte keine Gefolgschaft finden.

X. Das System von C. Jensen (1915).

Diese neueste Erscheinung auf dem Gebiete der Lebermoos-systematik soll hier anschließend behandelt werden, da sich das System, welches in C. Jensen, Danmarks Mosser I, 1915¹⁾ dargelegt ist, enger an die früheren anschließt, als das viel früher erschienene von R. v. Wettstein, welchem das nächste Kapitel gewidmet ist. Das Schema des als „aufsteigend“ gedachten Systems von C. Jensen, welches sich nur auf die in Dänemark vertretenen Formen bezieht, stellt sich folgendermaßen dar²⁾:

I. Ord. Hepaticales.

Fam. I. Marchantiaceae.

- Unterf. 1. Riccieae.
- „ 2. Marchantieae.

Fam. II. Jungermaniaceae.

Gruppe A. *J. anacrogynae* Leitg.

- Unterf. 1. Fossombronieae [*Pellia*, *Blasia*, *Mörckia*, *Pallavicinia*, *Fossombronina*].
- „ 2. Scalieae [= *Haplomitrioideae*].
- „ 3. Riccardieae.
- „ 4. Metzgerieae.

Gruppe B. *J. acrogynae* Leitg.

Untergr. a. *Acrogamae* Lindb.

- Unterf. 5. Jungermanieae [*Cesia* (= *Gymnomitrium*), *Marsupella*, *Nardia*, *Haplozia* (= *Aplozia*), *Lioclada* (= *Aplozia* sp.), *Jamesoniella*, *Jungermania* (= *Lophozia* + *Sphenolobus*), *Anastrophyllum*, *Anastrepta*, *Mylia*, *Plagioclada*].
- „ 6. Diplophyllae [= *Scapanioideae*].
- „ 7. Blepharozieae [= *Ptilidioideae*].

Untergr. b. *Opisthogamae* Lindb.

- Unterf. 8. Harpantheae [*Saccogyna* (inkl. *Geocalyx*), *Chiloscyphus*, *Lophocolea*].

¹⁾ Dieses sehr sorgfältig und mit größter Sachkenntnis gearbeitete Florenwerk ist leider durchwegs in der nicht allgemein verständlichen dänischen Sprache geschrieben, was einer durch seine Vortrefflichkeit wohlverdienten allgemeinen Benützung sehr hinderlich ist.

²⁾ Da die Untergruppen z. T. von Lindberg übernommene, z. T. neue Namen erhalten haben, sind [in Klammer] die jetzt üblicheren Namen beigelegt und ebenso zur Orientierung über die Umgrenzung bei einzelnen Unterf. die vom Autor dahin gestellten Gattungen.

Unterf. 9. Cephalozieae [*Odontoschisma*, *Cephalozia*,
Hygrobella].

„ 10. Cephalozielleae [*Lophozia*, *Cephaloziella*].

„ 11. Lepidozieae [*Kantia*, *Bazzania*, *Lepidozia*].

Untergr. c. Pleurogamae Ekstrand.

Unterf. 12. Pleurozieae.

„ 13. Raduleae [*Porella* (= *Madotheca*), *Radula*].

„ 14. Frullanieae [*Jubuleae*].

II. Ord. Anthocerotales.

1. C. Jensen macht hier den Versuch, die in dem Systeme von Schiffner zum Ausdrucke gebrachten Ideen mit denen von S. O. Lindberg 1875 vorgetragenen (vgl. Kap. III) zu vereinen.

2. Die beiden letzteren Systeme beruhen auf der Teilung der Hepaticae in drei Reihen, was hier insofern eine Abänderung erfährt, als diese nicht als gleichwertig nebeneinandergestellt werden, sondern nach dem Vorgange von Gayet (1897) und M. A. Howe (1899 — siehe oben p. 464) werden die beiden ersten als Ord. I. *Hepaticales* der dritten (Ord. II. *Anthocerotales*) gegenübergestellt.

3. Die sonstigen Neuerungen beziehen sich ausschließlich auf die *Jungermaniales*. Die in sehr vielen Punkten ganz unnatürliche Anordnung der Unterfamilien bei Lindberg, die aus dem Umstande entsprang, daß er den Verzweigungsmodus als phylogenetisches Merkmal gewaltig überschätzte, konnte geschickt gemildert werden durch Teilung in *J. anacrogynae* und *J. acrogynae* und durch Hinzufügung der Untergruppe c. *Pleurogamae*¹⁾ in letzteren. Dadurch ist eine Anreihung der Unterfamilien möglich geworden, die nahezu genau der im System von Schiffner entspricht.

4. Die Einteilung der anakrogynen geht auch hier von der Idee aus, daß die foliosen Formen (*Fossombronia*, *Haplomitrium*) von frondösen abzuleiten sind. Auch ist die Sonderstellung der *Metzgerioideae* (hier in 2 Unterf. geteilt nach Lindberg's Vorgange, die aber hier nicht wie bei Lindberg weit auseinandergerissen sind) zum Ausdrucke gebracht. Die Unterf. 1, die aus Vertretern der *Codonieae* und *Leptothecae* besteht, ist sicher zu weit gefaßt und die Reihenfolge der Gattungen (siehe das Schema) unnatürlich.

5. Unter den *J. acrogynae* entspricht Unterf. 5 der Hauptmasse der *Epigonanthae*, von denen die unter der neuen Subf. 8. *Harpanthae* zusammengefaßten Formen abgetrennt wurden. Obwohl dazu keine unbedingte Notwendigkeit vorlag, so ist doch dagegen nichts ein-

¹⁾ Begründet von E. V. Ekstrand, Om Blommorna hos Skand. Bladige Lefvermossor (Bihang Svenska Vet. Akad. Handb., Bd. 6, No. 1, p. 50, 51 (1880).

zuwenden, denn es handelt sich bei den *Harpantheae* gewiß um eine Reihe enger verwandter Gattungen. Die Gruppe müßte natürlich weiter ausgebaut werden, da ja hier nur die wenigen dänischen Gattungen berücksichtigt sind. Ein großer Übelstand ist es, daß die Gruppe der *Harpantheae* in diesem Systeme nicht direkt an die Unterf. 5 (wohin sie ja zweifellos gehört) angereiht werden konnte, sondern von ihr durch die hier eingeschobenen *Scapanioideae* und *Ptilidioideae* getrennt werden mußte, was auf dem nicht ganz glücklichen Bestreben beruht, die Lindberg'schen Anschauungen mit in das System zu verweben.

6. Ähnliches, wie von den *Epigoniantheae* gilt von den *Trigontantheae*, welche hier in drei Unterf. (9—11) zerlegt erscheinen. Die *Cephalozelleae* sind schon von Douin und Schiffner (1913) als selbständige Fam. ausgeschieden worden, die Abtrennung der *Cephalozieae* läßt sich rechtfertigen, wie die der *Harpantheae*, aber auch sie bedürfen eines weiteren Ausbaues.

7. Die Unterf. 13. *Raduleae* enthält zwei wesentlich verschiedene Typen und ist sicher zu weit gefaßt. Die Sonderstellung der *Jubuleae* kommt in dem Systeme nicht zum Ausdrucke.

8. Wie sich der Autor zu der *Sphaerocarpus*-Frage und zu anderen Fragen stellt, ist nicht ersichtlich, weil das System kein universelles ist. Es dürfte sich bei den skandinavischen Autoren bald großer Beliebtheit erfreuen, schon wegen der Pietät gegen ihren großen Bryologen S. O. Lindberg, anderwärts dürfte es sich kaum einbürgern.

XI. Die neueren Phylogenetiker.

Es wird im letzten Kapitel dieser Schrift, wo die Stellung der Hepaticae im System behandelt wird, nochmals auf die betreffenden Arbeiten zurückzukommen sein. Hier sollen nur die Anschauungen, welche sich auf die phylogenetische Gliederung innerhalb der Gruppe der Hepaticae beziehen, betrachtet werden. Wie aus der folgenden Untersuchung hervorgehen wird, haben diese Arbeiten, die z. T. in recht anspruchsvoller Form auftreten, in dieser Beziehung so gut wie nichts Neues erbracht. Durchwegs sind lediglich die von Schiffner (1893) vorgetragenen phylogenetischen Ansichten reproduziert und zumeist in Form von mehr oder weniger sorgfältig ausgearbeiteten Stammbäumen zur Darstellung gebracht. Die wenigen Neuerungen sind bereits als den Tatsachen nicht entsprechend nachgewiesen oder es sind persönliche Meinungen, die durch keine Tatsache gestützt sind („Phylogenetische Konjektralbotanik“ nach Goebel).

I. L. M. Underwood, The Evolution of the Hepaticae 1894¹⁾.

Ausgehend von einer thallosen, sehr einfachen Pflanze vollzog sich die Entwicklung in drei Reihen: I. *Marchantiales*, beginnend mit *Riccia* und *Tessellina* durch reichere Ausbildung des Thallus, II. *Jungermaniales* „the transformation of the thallus into a leafy axis combined with the modification from creeping to ascending or erect habit“, III. *Anthocerotales* „the specialisation of the sporogone at the expense of the thallus“ (man vgl. Schiffner l. c. p. 7).

Bei den *Jungermaniales* liegt hier wieder die Idee zugrunde, daß die foliosen Formen aus den thallosen herzuleiten sind. Sie werden in der üblichen Weise in zwei Familien geteilt: *Jungerm. anacrogynae* und *J. acrogynae*, die aber neu benannt werden als: *Metzgeriaceae* und *Jungermaniaceae*. Auf weitere Unterteilung wird hier nicht eingegangen.

Die *Anthocerotales* stellen die Hauptreihe („royal line“) der Entwicklung dar, werden also als oberste Gruppe, wie das von Schiffner (l. c. p. 7 und 139) zuerst begründet wurde, aufgefaßt.

Die drei Reihen der Hepaticae sind untereinander mehr verschieden als die übrigen Gruppen der Bryophyten von ihnen. Die Einteilung in *Hepaticae* und *Musci* muß als „künstliche“ aufgegeben werden. Es ist also hier zum ersten Male der Gedanke angedeutet, der später von Gayet, Campbell, M. A. Howe usw. ausgeführt wurde, daß die *Anthocerotales* den *Hepaticae* als gleichwertige Gruppe gegenübergestellt werden sollen.

II. Douglas Houghton Campbell, On the relationships of the Archegoniata (Bot. Gazette 1891)²⁾.

Die hier zum ersten Male ausgesprochenen phylogenetischen Anschauungen bezüglich der Hepaticae sind in Campbell's späterem Werke: *Mosses and Ferns* nicht wesentlich geändert worden; sie lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Die Hepaticae zeigen drei Entwicklungsreihen, die von einem Punkte ausgehen: I. Die *Ricciaceae* (einschließlich *Marchantiaceae*, II. die *Anthocerotae*, III. die foliosen *Jungermanniaceae* (l. c. p. 325).

¹⁾ Wurde als Vortrag gehalten im Aug. 1894 auf dem Brooklyn Meeting der Amer. Assoc. for the Advancement of Science und in den Proceedings der Ges. 1894 publiziert (Vol. XLIII, p. 259—274). Dieselbe Schrift ist abgedruckt in Bot. Gaz., Vol. XIX, 1894, p. 347—361.

²⁾ Nach einem Vortrag im Aug. 1891 vor der Amer. Ass. Adv. Science gehalten (also drei Jahre früher als der von Underwood). Der Zeit nach hätten also die übrigens mit denen Campbell's übereinstimmenden Ansichten von Underwood nach diesen behandelt werden sollen. Es sollten aber hier die Anschauungen Campbell's mit seinen späteren (in: *Mosses and Ferns*) im Zusammenhange betrachtet werden.

2. Die primitiven Lebermoose waren thallose *Jungermanniaceen*, nicht unähnlich *Metzgeria* oder dem Prothallium von *Osmunda*. Von solchen leiten sich einerseits *Riccia*, dann die *Anthocerotae* und auch die foliosen Jung. ab. Es ist also auch hier die Idee zugrunde gelegt, daß alle foliosen Formen aus thallosen abzuleiten sind.

3. Von den drei Reihen hat sich nur die zweite weiterentwickelt (durch *Sphagnum* zu den *Musci* und andererseits zu den Pteridophyten, die I. und III. enden blind).

III. *D. H. Campbell, The Structure and Development of the Mosses and Ferns* (I. Aufl. 1895, II. Aufl. 1905).

Die schon 1891 vom Autor geäußerten phylogenetischen Grundanschauungen (siehe oben sub II) sind in diesem Werke wesentlich dieselben und in beiden Auflagen unverändert geblieben (vg. I. Aufl. p. 149, II. Aufl. p. 157).

Die Punkte, in denen hier diese Grundanschauungen weiter ausgeführt erscheinen, sind folgende:

1. Der Ausgangspunkt ist wieder in den niedersten thallosen Formen der *Jungermanniaceen* zu suchen, und von diesen ist vermutlich die primitivste *Sphaerocarpus*¹⁾.

2. Von dieser Stammform strahlen divergierend die zwei Reihen der *Marchantiaceae* und *Jungermanniaceae* aus.

3. Da die niederste Form der *Marchantiaceae* (*Riccia*) einen viel einfacheren Sporophyten hat, als *Sphaerocarpus*, so muß die gemeinsame Stammform zwar *Sphaerocarpus* im Gametophyten ähnlich, aber mit einfacherem Sporophyten begabt gewesen sein.

4. In der Reihe der *Jungermanniaceae* läßt sich von *Sphaerocarpus* ausgehend eine Linie verfolgen durch *Aneura*, *Pellia* und ähnliche thallöse Formen zu mehr oder weniger deutlich beblätterten, wie *Blasia*, *Fossombronina*, *Treubia*, *Haplomitrium*. Sie bilden keine einheitliche Reihe; es ist sehr wahrscheinlich, daß die akrogynen keinen gemeinsamen Ursprung haben, sondern von verschiedenen Typen der anakrogynen abzweigen (also polyphyletische Abstammung der akrogynen).

5. Die *Anthocerotae* sind nur entfernt verknüpft mit den beiden anderen Reihen. Über ihre Abstammung äußert sich der Autor sehr gewunden und unsicher (I. Aufl. p. 150, II. Aufl. p. 158). Eine gewisse Ähnlichkeit im Thallus und Sporogon zwischen *Sphaerocarpus* und *Notothylas* möchte der Autor zugeben, ohne aber eine nahe Verwandtschaft beider zu behaupten; auch auf *Aneura* wird flüchtig hingewiesen. „The possibility of a separate origin of the *Anthocerotae*

¹⁾ Diese vielumstrittene Gruppe wird also hier, wie bei Schiffner ausdrücklich den *Jungermanniales* und nicht den *Marchantiales* zugezählt.

from *Coleochaete*-like ancestors is conceivable, but it seems more probable that they have a common origin very remote, it is true, with the other Liverworts“ (l. c. I, p. 151). „They may probably best be relegated to a separate class, coördinate with the Hepaticae and Musci“ (II. ed. p. 159).

6. Die Einteilungen der Marchantieae gibt Campbell (I. ed. p. 67—70) in drei Gruppen: *Riccieae*, *Corsiniaceae*, *Marchantieae*. In der II. Aufl. p. 70 wird *Monoclea* hierher gestellt, welche nach dem Autor p. 70 „evidently belongs to the lower series of *Marchantiaceae*, and may perhaps be compared to *Targionia*“. Diese Ansicht geht zurück auf Ruge (1893), wurde dann aufgenommen von Campbell (1898), Cavers (1904), Johnson (1904), welche von Schiffner (Öst. b. Z. 1913) kritisch geprüft und als unhaltbar zurückgewiesen wurde.

Die Einteilung der *Jung. anacrogynae* siehe I. ed. p. 95. In der II. Aufl. ist dieselbe weggelassen.

Die *Jung. acrogynae* sind wie bei Schiffner in acht Subfam. eingeteilt (vgl. I. Aufl. p. 113, II. Aufl. p. 119).

Wenn wir dies alles zusammenfassen, so ergibt sich folgendes Schema¹⁾:

Class. I. Hepaticae.

Ord. *Marchantiales*.

Fam. Ricciaceae.

„ Corsiniaceae.

„ Marchantiaceae
(inkl. ? *Monoclea*).

Ord. *Jungermanniales*.

Ser. I. *Jung. anacrogynae*.

A. Anelatereae²⁾ [*Thallocarpus*,
Sphaerocarpus, *Riella*, *Geothallus*].

B. Elatereae.

a) Gametophor dorsiventral,
meistens thallös.

Fam. Metzgerieae } wie bei
„ Leptothecae } Schiff-
„ Codonieae } ner.

b) Gam. aufrecht, 3reihig be-
blättert.

Fam. Haplomitrieae.

Ser. II. *Jung. acrogynae*.

Fam. 1—8 wie bei Schiffner.

Class. II. Anthocerotales³⁾.

¹⁾ Geht auf Goebel 1882 zurück (vgl. p. 427).

²⁾ Man vgl. die systematischen Übersichten in der I. Aufl. p. 21, 95 und 113, in der II. Aufl. p. 20, 75 und 119, die mit wenigen Änderungen aus Schiffner (Nat. Pflf.) übernommen sind.

³⁾ In der I. Aufl. noch als III. Gruppe den beiden anderen gleichgestellt!

Das Resultat daraus ist, daß sich in den phylogenetischen Anschauungen Campbell's kein einziger neuer Gedanke finden läßt, der einen Fortschritt in der Systematik der Hepaticae bewirkt hätte.

IV. *Frank Cavers, The Inter-Relationships of the Bryophyta* (New Phytologist 1911).

Diese Schrift ist von besonderem Interesse, weil sie die ausführlichste neue Darstellung der Hepaticae vom phylogenetisch-systematischen Standpunkte ist und weil sie von einem Autor herrührt, der auch selbständige und wertvolle Untersuchungen über einige Lebermoosgattungen gemacht hat¹⁾. Nichtsdestoweniger bringt auch diese Arbeit, soweit sie sich auf die Systematik der Hepaticae bezieht, die hier allein in Betracht kommt²⁾, nur sehr wenig Neuerungen und auch diese sind z. T. nur Ansichten des Autors, denen sich mit gleichem Rechte auch andere Ansichten gegenüberstellen ließen, die aber ebenso wie die des Autors der genügenden Stütze durch Tatsachen ermangeln würden.

Die phylogenetischen Grundanschauungen von Cavers gehen am klarsten hervor aus dem Stammbaum der Bryophyten l. c. p. 194 und dem Schema des Systems (p. 195).

1. Danach gehen von der hypothetischen Urform der Hepaticae, die er nach Lotsy *Sphaero-Riccia* nennt, nur zwei Entwicklungsreihen aus: die *Marchantiales*, welche blind enden, und *Sphaerocarpales*; von letzteren entspringen die *Jungermanniales* und *Anthocerotales*, aus welchen letzteren die *Sphagnales* und die übrigen Gruppen der Bryophyten abgeleitet werden.

2. Im System wird aber diese Entwicklung nach zwei Reihen nicht zum Ausdrucke gebracht, sondern die *Marchantiales* werden den übrigen Gruppen der zweiten Entwicklungsreihe (als Ordnung) gleichgestellt.

3. Eine Neuerung ist es auch, daß die *Sphaerocarpales* als selbständige und primitivste Gruppe aufgefaßt sind und nicht, wie bisher, entweder den *Marchantiales* oder den *Jung.* als niederstes Glied eingereiht erscheinen. Sie werden im System als I. Ord. (vor die *Marchantiales*) gestellt, weil *Sphaerocarpus* dem Autor als der primitivste Bryophyt gilt. — Die Zuziehung von *Geothallus* zu den *Sphaer.* ist wohl sicher unrichtig.

¹⁾ Cavers. Notes on Yorkshire Bryophytes (I. *Petalophyllum*, II. *Pallavicinia Flotowiana*) in The Naturaliste 1903. — Contrib. to the Biology of the Hep. (*Targionia*, *Reboulia*, *Preissia*, *Monoclea*). The Nat. 1904. — On the Structure and Biology of *Fegatella conica* (Ann. of Bot. 1904).

²⁾ Im letzten Kapitel der vorliegenden Schrift werden wir nochmals darauf zu sprechen kommen.

4. Eine weitere Neuerung ist es, daß die Zweiteilung der Bryophyten in *Hepaticae* und *Musci* aufgegeben wird und die Gruppen der Bryophyten: *Hep.*, *Anthocerot*es und *Musci* als gleichwertige Ordnungen aufgefaßt werden. Es ergibt sich also folgendes System (l. c. p. 195) des „Phylums“ der *Bryophyta*:

Ord. I. **Sphaerocarpales.**

Fam. Sphaerocarpaceae.

„ Riellaceae.

Ord. II. **Marchantiales.**

Fam. Ricciaceae.

„ Corsiniaceae.

„ Targioniaceae.

„ Monocleaceae.

„ Cleveaceae (= *Astroporéae*)

„ Aytoniaceae (= *Operculatae*)

„ Marchantiaceae (= *Compositae*)

} = *Marchantioideae* Schffn.

Ord. III. **Jungermanniales.**

Fam. Aneuraceae (= *Metzgerioideae* Schffn.).

„ Blythiaceae (= *Leptothecae* sensu Schiffner! nec Spruce).

„ Codoniaceae (= *Codonioideae* Schiffner).

„ Calobryaceae.

„ Lophoziaceae (= *Epigoniantheae*).

„ Cephaloziaceae (= *Trigonantheae*).

„ Ptilidiaceae.

„ Scapaniaceae.

„ Radulaceae.

„ Pleuroziaceae.

„ Porellaceae.

„ Lejeuneaceae (= *Jubuleae*).

Ord. IV. **Anthocerotales.**

Fam. Anthocerotaceae.

Ord. V. **Sphagnales.**

„ VI. **Adreaeales.**

„ VII. **Tetraphidales.**

„ VIII. **Polytrichales.**

„ IX. **Buxbaumiales.**

„ X. **Eu-Bryales.**

5. Was die Marchantiales betrifft, so hat Cavers l. c. p. 14 die Punkte angegeben, in denen er glaubte, von der von Schiffner (Nat. Pflanzenf.) dargelegten Auffassung abweichen zu müssen. Es fehlt zunächst der tiefere Einschnitt zwischen *Ricciaceae* und *Marchantiaceae* (sensu lat.), indem beide Gruppen nicht scharf geschieden

seien¹⁾. — Die Gattung *Monoclea* müsse aus den *Jung. anacr.* entfernt und hierher als eigene Ordnung (*Monocleaceae*) gestellt werden und zwar zwischen *Corsiniaceae* und *Targioniaceae*, die hier als gleichwertig mit den *Ricciaceae* aufgefaßt werden; in dem System (siehe das Schema) ist sie aber als „Familie“ und nach den *Targion.* hingestellt²⁾. Nach diesen Neuerungen ergibt sich für Cavers: „with the Marchantiaceae in the restricted sense (corresponding to Schiffner's *Marchantioideae*), we thus get five orders of Marchantiales“ (l. c. p. 14). — Das stimmt aber nicht mit dem Schema (siehe oben), wo wir sieben Familien in der Gruppe verzeichnet finden; es sind nämlich hier die von Leitgeb und Schiffner angeführten Gruppen der Marchantioideae, nämlich: *Astroporeae*, *Operculatae* und *Compositae* ebenfalls als selbständige und den *Ricciaceae* gleichwertige Gruppen (Familien) hingestellt, worin wohl kein Systematiker Cavers beipflichten wird, zumal da das nur persönliche Meinungen sind, die nicht durch Tatsachen gestützt werden, wohl aber werden diese drei Gruppen mit neuen Namen (*Cleveaceae*, *Aytoniaceae*, *Marchantiaceae* Cavers sensu strict. nec alior.) ausgestattet.

6. Seine Ansichten über die phylogenetischen Beziehungen der Gattungen der *Marchantiales* hat Cavers in einem Stammbaume dargestellt (l. c. p. 56). Selbstredend ist es bei solchen „Stammbäumen“ wohl nicht die Absicht des Autors, damit die direkte Abstammung einer Gattung aus einer anderen jetzt lebenden abzuleiten, sondern durch ein solches Schema kann höchstens der größere oder geringere Grad von natürlicher Verwandtschaft angedeutet werden. Aber auch von diesem Standpunkte betrachtet, ließe sich manches einwenden. Es ist z. B. eine vollkommen willkürliche Annahme, daß die Gruppen der *Astroporeae* und *Operculatae* zu *Corsinia*, die *Targionieae* und *Compositae* zu *Boschia* nähere Beziehungen haben sollen³⁾. Sicher unrichtig sind die Beziehungen von *Monoclea* zu *Targionia*, und daß *Neesiella* einer anderen Reihe angehört als *Grimaldia* ist sicher ebenso unrichtig, denn jeder Hepaticologe weiß, daß diese beiden Gattungen sich nur schwer trennen lassen⁴⁾. *Cryptomitrium* gehört wohl überhaupt nicht zu den *Operculatae*, sondern zu den *Compositae*, wohin es auch von Stephani (in Spec. Hepat.) gestellt wird.

¹⁾ Es dürfte wenige Pflanzengruppen geben, die sich so präzise definieren lassen wie die *Ricciaceae*, durch das Fehlen des Sporogonstieles, Fehlen der Elateren usw.

²⁾ Es ist schon mehrfach in dieser Schrift darauf hingewiesen, daß diese Auffassung von Campbell, Johnson, Cavers usw. unrichtig ist, was der Verf. in einer eigenen Schrift nachgewiesen hat.

³⁾ Das Schema macht durch seinen auffallend symmetrischen Aufbau einen recht gekünstelten Eindruck.

⁴⁾ Vgl. auch Schiffner, Morphol. u. biol. Unters. üb. d. Gatt. *Grimaldia* und *Neesiella* (Hedw. 1908).

7. In dem System der III. Ord. *Jungermanniales* (siehe das Schema oben) vermißt man eine Unterteilung in *J. anacrogynae* und *J. acrog.*, was verwunderlich ist¹⁾, da im Text des Werkes diese beiden Hauptgruppen getrennt abgehandelt werden. Sie werden in dem System (l. c. p. 195) in 12 gleichwertige Familien geteilt, die in Reihenfolge und Begrenzung genau den von Schiffner (1893) unterschiedenen Gruppen entsprechen. Die ersten vier entsprechen den Subf. III—VI der *Jung. anacr.* bei Schiffner (nicht der Anordnung von Spruce!, man vgl. dessen System, Kap. VI), die beiden ersten Gruppen *Spharocarpoideae* und *Rielloideae* werden als eigene Ord. von Cavers ausgeschieden.

8. Die Phylogenie der *Anacrogynae* steht wieder auf dem alten Standpunkte, daß die beblätterten Formen: *Calobryac.* und *Fossombronia* (und durch diese die Akrogynen) von thallösen abzuleiten sind.

Die *Calobryac.* „stand well apart from the other *Anacrogynae*“ (p. 95), aber die drei anderen Familien sind durch Übergänge verbunden. Dem widerspricht aber wiederum der Stammbaum (l. c. p. 97), wo zwei Entwicklungslinien angenommen werden: 1. Die *Pellia*-Linie, von *Pellia* ausgehend die *Codonioideae* und *Haplomit.* umfassend, welche letztere aber hier keine Sonderstellung einnehmen, wie oben behauptet wurde, indem sie ganz gleich wie *Treubia*, *Fossombronia* und *Petalophyllum* von *Noteroclada* abgeleitet werden; 2. die *Aneura*-Linie, welche von *Makinoa* (nicht *Aneura*, die als Seitenzweig von *Makinoa* erscheint!) ausgehend, die *Leptothecaceae* und *Metzgerioideae* umfaßt, die nach der Ansicht von Cavers eng verknüpft sind durch Formen, wie *Hymenophyton* (*Umbraculum* und *Podomitrium*)²⁾ in ziemlich krausem Durcheinander; da werden z. B. die sicher ganz nahe verwandten Gatt. *Aneura* und *Metzgeria* von verschiedenen Formen, hingegen die so grundverschiedenen *Metzgeria* und *Blyttia* von derselben Form abgeleitet. Der Stammbaum ist nicht viel mehr als ein Phantasiegebilde, das mehr den Regeln zeichnerischer Symmetrie als wissenschaftlicher Exaktheit entspricht.

9. Bezüglich der akrogynen Jung. gibt das Schema des Systems die 8 Unterf. (hier als Familien unter z. T. willkürlich abgeänderten Namen) des Schiffner'schen Systems in gleicher Reihenfolge und p. 125 in umgekehrter Reihenfolge (angeblich mit geringen Veränderungen nach Spruce, Hep. Amazon., was nicht ganz richtig ist; auch die Diagnosen sind fast wörtlich nach Schiffner l. c. p. 74 übersetzt).

¹⁾ Nach dem, was Leitgeb's Forschungen an prinzipiellen und tiefgreifenden Unterschieden zwischen den beiden Gruppen dargelegt haben, dürfte die Annahme von Cavers, daß es sich hier um „rein künstliche Gruppen“ handelt, recht subjektiv erscheinen.

²⁾ Diese Ansicht dürfte sich kaum plausibel machen lassen.

Die phylogenetischen Anschauungen über diese Gruppe sind im wesentlichen folgende (vgl. auch den Stammbaum p. 133¹⁾). Die ganze Gruppe wird von *Fossombronina* durch Vermittlung von *Lophozia* hergeleitet, eine Anschauung, die von S. O. Lindberg herrührt und von Schiffner²⁾ und Lotsy angenommen wurde. Von dieser gehen (wie bei Schiffner und Lotsy l. c. p. 167) drei Reihen aus: 1. über *Marsupella* ... bis *Symphyomitra* und *Lethocolea*, 2. über *Plagiochila* — *Harpanthus* zu *Cephalozia* und den anderen *Trigonantheae* zu den *Ptilidioideae*, 3. über *Sphenolobus* zu den *Scapanioideae*, *Radula*, *Porella* (= *Madotheca*) und als Seitenreihen davon *Pleurozia*³⁾ und die *Jubuloideae*. Nur die vier letztgenannten Gruppen sind nach Cavers gut definiert, die vier anderen Familien seien künstlich und nicht scharf begrenzt.

10. Die von Spruce zuerst betonte Sonderstellung der *Jubuleae* und die von Schiffner und Lotsy vermuteten Beziehungen derselben zu den *Metzgerioideae* (*Riccardia* und *Metzgeria*), welche eine polyphyletische Ableitung der Akrogynen bedingen würde, wird auch von Cavers (l. c. p. 128) diskutiert und durch neue Momente (Hinweis auf die ersten Stadien des Gametophyten) gestützt, er kommt aber doch (p. 132) zu dem Schlusse, daß die *Acrogynae* eine monophyletische Reihe darstellen.

11. Die *Anthocerotales* (die IV. Ord. im System von Cavers) sind nach dem Autor abzuleiten von Formen ähnlich den *Sphaerocarpaceae* durch eine wohl markierte Entwicklungslinie (p. 149). Die Gattung *Megaceros* Campb. ist wohl begründet. Ob *Notothylas* eine primitive oder durch Reduktion entstandene Form ist, bleibt eine offene Frage (p. 147).

V. Die systematischen Anschauungen von Robert Douin.

In seiner Dissertation zur Erlangung des Diploms der Faculté des sc. de Paris (1912): *Le Sporophyte chez les Hépatiques*

¹⁾ Dieser Stammbaum ist mit ganz geringen Änderungen eine Zusammenfassung der Stammbäume, die Lotsy (l. c. p. 167, 182) nach den Ideen Schiffner's über die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Gattungen entworfen hat. Einige der neu hinzugekommenen Gattungen stehen an sicher unrichtiger Stelle (z. B. *Jackiella*, die mit *Saccogyna* verwandt ist und *Wettsteinia*, die zu den *Trigonantheae* gehört und mit *Marsupidium* nächst verwandt ist). An unrichtiger Stelle steht auch *Pleuroclada* (mit *Lepidozia* verwandt), *Mastigophora* (mit *Ptilidium* sehr nahe verwandt, nicht mit *Isotachis*), die Ableitung von *Mytilopsis* und *Micropterygium* von *Nowellia* ist ebenfalls sicher unrichtig, *Dichiton* hat weder mit *Pedinophyllum* noch mit *Syzzygiella* irgendeine nähere Beziehung. Über die *Jubuleae* siehe weiter unten.

²⁾ Ich bin gegenwärtig nicht mehr dieser Ansicht.

³⁾ „*Pleurozia* is a somewhat isolated genus, and it is probably more near related to the *Lophozia*-series than to *Porella* and *Radula* with which it is associated in the scheme of classification“ (l. c. p. 135), eine Ansicht, die sich kaum plausibel machen läßt.

hat der Sohn des ausgezeichneten Bryologen Ch. Js. Douin wertvolle Untersuchungen über diesen Gegenstand mitgeteilt und kommt auf Grund seiner Ansicht, daß die Merkmale des Sporophyten für die Systematik viel wichtiger sind, als die des Gametophyten, zu folgenden Schlüssen: 1. Die Lebermoose gliedern sich in drei Hauptgruppen, die aber anders zu begrenzen sind, als bisher üblich, nämlich: *Ricciales* (*Riccia* und verwandte Gattungen), *Anthocerotales* und der Rest der Lebermoose (es wird dafür kein Name eingeführt), die er für „le groupe le plus parfait avec sporogone complet“ betrachtet (l. c. p. 20). Diese Ansichten dürften auf erheblichen Widerspruch stoßen. Unter den *Jungermanniales* seien die *anacrogynae* eine künstliche Gruppe. Die *Sphaerocarpoideae* seien so verschieden von den anderen, daß sie unmöglich in dieser Gruppe belassen werden können, es ist aber nicht angedeutet, wohin sie zu stellen seien. Die *Rielloideae* scheinen dem Autor an aquatische Lebensweise angepaßte *Sphaerocarpus* zu sein, was sich nicht leicht wird erweisen lassen, denn die umgekehrte Annahme ist auch ebenso möglich. Die *Metzgerioideae* bilden auch eine scharf gesonderte Gruppe, aber es sind doch sicher *Jungermanniales*. Die übrigen Tribus der *anacrogynae* kennt der Autor nach eigener Aussage zu wenig, doch scheint ihm die Zusammengruppierung von *Pellia* und *Fossombronia* unzulässig. — Die *Jung. acrogynae* sind eine sehr natürliche Gruppe, jedoch scheint ihm die Trennung der *Epigoniantheae* und *Trigonantheae* als nichtig. Die Tribus der *Scapanioideae*, *Raduleae*, *Pleurozieae* und *Madothecoideae* sind nur durch Merkmale des Gametophyten unterschieden, was zur Aufstellung von Tribus ungenügend ist. Die von Nees aufgestellten Gruppen der *Geocalyceae* und *Platyphylleae* seien gewiß viel natürlichere. Mit diesen von seinem einseitigen Standpunkte aus erflossenen Neuerungen dürfte der junge Autor nicht viel Glück haben! — Die *Jubuloideae* sind eine sehr natürliche Gruppe und müssen den übrigen akrogynen (*Jungermanniae*) als gleichwertige Unterordnung gegenübergestellt werden, wie das Spruce und K. Müller getan haben.

XII. Das System von R. v. Wettstein.

Seine systematisch-phylogenetischen Anschauungen über die Hepaticae hat Wettstein veröffentlicht in seinem „Handbuch der Systematischen Botanik“ (I. Aufl., II. Bd., 1903—08) und sind dieselben unverändert in die II. Aufl. (1911) übergegangen¹⁾. Der Zeit ihrer Publikation nach hätten sie also schon früher sollen besprochen

¹⁾ Es wird hier also stets die II. Aufl. zitiert werden.

werden, aber sie werden hier vom Ref. absichtlich am Schlusse behandelt, weil sie nach seiner Ansicht die wichtigste neuere Erscheinung auf diesem Gebiete bedeuten, da sie in den prinzipiellsten Fragen ganz neue Ideen vertreten.

Alle anderen Systematiker und Phylogenetiker gingen von der Idee aus, daß die foliosen Formen von thallösen abzuleiten seien und haben auch vielfach (wie z. B. Leitgeb) die Phasen dieser Entwicklung zu ermitteln versucht. Schiffner hat (1893) die Höchststellung der *Anthocerotales* damit begründet, daß in der ganzen Reihe der Archegoniaten eine Reduktion des Gametophyten mit korrelativer höherer Ausbildung des Sporophyten gesetzmäßig ist und bei dieser Gruppe der Hepaticae unter allen Bryophyten am weitesten gediehen ist. Der große Fehler seines Systems besteht aber darin, daß dieser Gedanke nicht konsequent durchgeführt wurde.

Es ist nun das große Verdienst Wettstein's, diesen Gedanken klar gefaßt und für die Phylogenie der gesamten Bryophyten zur Grundlage gemacht zu haben. Seine diesbezügliche Anschauung ist in folgenden wichtigen Sätzen (l. c. p. 282) ausgesprochen: „Die beblätterten Formen der Lebermoose, und zwar die *Haplomitriaceae* und *Acrogynaceae* unter den *Jungermanniales*, nähern sich in mehrfacher Hinsicht (Bebblätterung, Stellung der Archegonien) noch am meisten dem Typus der Laubmoose¹⁾; immer mehr tritt die dorsiventrale Ausbildung und damit die Reduktion der Blattbildung am Gametophyten hervor, bis schließlich thallusähnliche Bildungen entstehen, die mit den thallösen Gametophyten der Pteridophyten viel Ähnlichkeit haben. Schon bei den *Anacrogynaceae* unter den *Jungermanniales* vollzieht sich diese Umbildung; die *Marchantiales* stellen einen Seitenzweig dar, bei dem es zwar zu einer thallusartigen Ausbildung des Gametophyten, aber zu einer hohen Differenzierung in demselben gekommen ist²⁾. Die Vereinfachung der Gametophyten geht am weitesten bei den *Anthocerotales*.“

Aus dieser Grundanschauung ergibt sich folgendes System der *Hepaticae*:

I. Ord. *Jungermanniales*.

1. Fam. *Haplomitriaceae*.
2. „ *Acrogynaceae*.
3. „ *Anacrogynaceae*.
 - A. *Sphaerocarpeae*.
 - B. *Metzgerieae* [sensu lat.].

¹⁾ Vorläufig sei zum Verständnis dieser Stelle bemerkt, daß Wettstein die Laubmoose vor die Lebermoose als die „stärker abgeleiteten“ stellt und nicht, wie viele andere Phylogenetiker sie von letzteren ableitet; davon wird noch im letzten Kapitel ausführlicher zu berichten sein.

²⁾ Der Satz über die *Marchantiales* ist in der II. Aufl. neu dazugekommen.

II. Ord. Marchantiales.

1. Fam. Marchantiaceae.

A. Targionieae.

B. Corsinieae.

C. Marchantieae.

2. „ Ricciaceae.

III. Ord. Anthocerotales.

Fam. Anthocerotaceae.

Zu diesem als „aufsteigend“ gedachten System, welches dem Plane des Werkes gemäß nicht bis auf die kleineren Einheiten (Gattungen) ausgeführt ist, sind folgende Bemerkungen zu machen.

1. Die phylogenetischen Beziehungen der Reihen ergeben sich aus dem Stammbaum l. c. p. 263. Danach ist für die *Anthocerotales* eine selbständigere Stellung gegenüber den beiden anderen Reihen angenommen, ohne daß sie aber (wie das neuere Phylogenetiker, wie Gayet, Campbell, M. A. Howe usw. annehmen) von den *Hepaticae* ganz losgerissen werden.

Die *Marchantiales*-Reihe wird als „Seitenzweig“ (siehe oben) von den *Jungerm.* und zwar von den *Anacrogynaceae* abgeleitet und hat der Autor augenscheinlich dabei an die *Sphaerocarpaceae* gedacht, die Wettstein wie Schiffner u. a. den *Anacrogyn.* beizählt. Ob diese Ableitung richtig ist, ist eine offene Frage, da sich zurzeit nicht dafür, aber auch nicht dagegen, genügend beweisendes Tatsachenmaterial ins Treffen führen läßt¹⁾.

2. In der Systematik der *Jungermanniales* ist als tiefgreifende Reform zu verzeichnen, daß die *Haplomitriaceae* von den *Anacrogynaceae*, zu denen sie sonst gestellt wurden, losgelöst und an sie die *Acrogyn.* angeschlossen werden; sie gelten als niederster Typus der ganzen Reihe. Es ergeben sich daher in dieser Reihe anstatt der zwei üblichen Gruppen drei Familien in ganz abweichender Anordnung.

3. Die *Acrogynaceae* werden nicht weiter untergeteilt. Den *Anacrogynaceae* werden, wie schon erwähnt, auch wieder die *Sphaerocarpaceae* eingeordnet, jedoch ihre Sonderstellung²⁾ dadurch angedeutet, daß sie als Untergruppe (A) den übrigen Formen, die hier als B. *Metzgerieae* (im weiteren Sinne!) zusammengefaßt sind, gegenübergestellt werden.

¹⁾ Dieselbe Anschauung ist schon von Campbell, Mosses and Ferns, I. Aufl., 1895, p. 149 geäußert worden. Im genauen Gegensatze dazu faßt Cavers (siehe voriges Kap.) die *Marchantiales* als selbständige Reihe auf und leitet die *Anthoc.* von der *Jungermanniales*-Reihe ab.

²⁾ Diese ist z. B. bei Cavers so stark hervorgekehrt, daß er darauf eine eigene Reihe: *Sphaerocarpaceae* gründet, die er an den Anfang des Systems stellt (siehe oben).

4. Die Anordnung der beiden üblichen Hauptgruppen der *Marchantiales* ist überraschend, da die *Ricciaceae* den *Marchantiaceae* nachgestellt werden, obwohl es sich hier um ein „aufsteigendes“ System handelt. Die Beweggründe, welche den Autor zu dieser Ansicht veranlaßten, sind in dem Werke selbst nicht mitgeteilt ¹⁾.

5. Die Untereinteilung der Fam. 1. *Marchantiaceae* (l. c. p. 286) findet sich in der I. Aufl. des Werkes noch nicht. Die drei schon von Schiffner (1893) unterschiedenen Gruppen finden sich hier aber in anderer Anordnung, wodurch die bisher einmütig anerkannten engen Beziehungen der *Corsiniaceae* zu den *Ricciaceae* nicht zum Ausdruck kommen.

6. In der dritten Untergruppe: C. *Marchantieae* werden nicht die von Leitgeb und fast allen neueren Systematikern angenommenen drei Gruppen: *Astroporaceae*, *Operculatae* und *Compositae* unterschieden, sondern zwei Gruppen: a) Archegonien akropetal entspringend, b) Archeg. zentripetal entspringend, was auf einem Irrtume oder wohl auf einem Druckfehler beruht, indem hier sich dies nur auf die Antheridien (nicht Archegonien!) beziehen kann.

Schließlich möchte der Ref. seine eigene Ansicht über die in dem System von Wettstein niedergelegten phylogenetischen Grundanschauungen dahin äußern, daß darin nicht nur wichtige Neuerungen, sondern auch ein wesentlicher Fortschritt gegenüber allen übrigen begründet ist, und daß diese Anschauungen Wettstein's werden die Grundlage bilden müssen für ein späteres in allen Details ausgebauten System der Hepaticae. Von einem solchen sind wir allerdings gegenwärtig noch weit entfernt und sind diesbezüglich noch viel größere Schwierigkeiten (besonders in der phylogenetischen Gliederung der *Jungermanniales*) zu überwinden, als die dem Gegenstande ferner stehenden vermuten dürften. Als unerläßliche Vorarbeit mangelt uns zurzeit noch eine vom phylogenetischen Standpunkte ausgehende Organographie der Lebermoose.

Die so außerordentlich wertvolle Organographie von Goebel legt das Schwergewicht auf die biologische Seite des Problems, der Versuch Leitgeb's einer Phylogenie der Organe auf Grundlage der Zellteilungsvorgänge in den ersten Anlagen derselben hat zu keinen bedeutenden Resultaten geführt und die diesbezüglichen Arbeiten neuerer Phylogenetiker (Campbell, Cavers) gehen vielfach von

¹⁾ Auf eine persönliche Anfrage teilt Herr Prof. v. Wettstein dem Ref. mit, daß ihn dabei die Idee geleitet habe, daß die *Ricciaceae* als reduzierte (also stärker abgeleitete) Formen aufzufassen seien. Es deckt sich diese Anschauung also so ziemlich mit der später von Goebel aufgestellten Reduktionstheorie.

vorgefaßten Meinungen aus, nach denen die morphologischen Tatsachen erklärt werden, so daß diese letzteren, von einem anderen Standpunkte betrachtet, meistens auch eine ganz andere Deutung zulassen.

XIII. Die phylogenetischen Beziehungen der Hepaticae zu anderen Pflanzengruppen.

Da für die Frage nach der Ableitung der Bryophyten aus Thallophyten die phylogenetische Einschätzung der *Sphaerocarpaceae* (inkl. *Rielloideae*) und für den Anschluß der Pteridophyten an die Bryophyten die der *Anthocerotales* von Bedeutung ist und weil ferner gerade bezüglich dieser beiden Gruppen die Ansichten der Phylogeneten erheblich schwanken, so mögen vorerst diese Anschauungen hier im Zusammenhange dargestellt werden. Da es sich dabei aber zumeist lediglich um phylogenetische Ansichten handelt, die mehr oder weniger Wahrscheinlichkeit für sich haben, ohne daß sie sich durch Tatsachen irgendwie erweisen lassen, so soll im allgemeinen keine Kritik daran geknüpft werden¹⁾. Der Kürze halber mußten auch zumeist die bisweilen recht weitschweifigen Begründungen der Ansichten der einzelnen Autoren weggelassen werden oder sie konnten nur angedeutet werden; die sehr genauen Literaturzitate unten im Text ermöglichen aber ein sofortiges Auffinden der betreffenden Stelle, die dort nachgelesen werden kann.

I. Die Stellung der *Sphaerocarpaceae*.

Darüber, daß die *Sphaer.* als primitivste Formen der *Junger. anacrogynae* oder selbst der *Hepaticae* aufzufassen seien, sind alle neueren Autoren ziemlich einig²⁾.

Die Frage, die hier in Betracht kommt, ist die, ob sie der Reihe der *Marchantiales* oder der *Jungermanniales* angehören (resp. als niederste Formen der *Jung. anacrogynae* zu betrachten sind).

Die erste Auffassung haben die meisten älteren Autoren vertreten. Schon die Syn. Hep. rechnet sie zu den Ricciaceen und ebenso Dumortier (1874) und Trevisan (1877 — als Trib. II. gemeinsam mit *Tessellina* und *Funicularia*). Von neueren Autoren vertritt diese

¹⁾ „Gelegentliche Exkursionen in die „bryogenetische Metaphysik“ können nur als unverbindliche Spekulationen in Frage kommen“ (L. Loeske). — „Phylogenetische Konjunkturalbotanik“ (Goebel, mit Bezug auf Campbell).

²⁾ Nur Leitgeb äußert sich (Unters. VI, p. 54), daß möglicherweise die *Sphaer.* aus *Fossombronina* durch Reduktion entstanden, gedacht werden könnten.

Ansicht noch A. Evans (An Arrang. 1892 — als Trib. II. zu Ricc.) und Lotsy, der sie als eigene Entwicklungsreihe der *Marchantiales* neben die Reihe: *Riccia* — *Marchantia* stellt. Auf seinen Ansichten fußend auch Oltmanns (1912, als 2. Fam. der *Marchantiales*). Auch Goebel hält noch in der II. Aufl. der Ornanographie 1915 an dieser Ansicht fest. Leitgeb war ursprünglich auch dieser Anschauung, aber schon im IV. Bande der Unters. ü. d. Leb. 1879 nimmt er entschiedene Stellung für ihre Zuweisung zu den *Jungermanniales*, resp. *Jung. anacrog.* (vgl. l. c. p. 7). Zuerst wurden sie von S. O. Lindberg (1875) zu den Jungerm. als B. *Cleistocarpae* gestellt und dann von fast allen folgenden Systematikern (Goebel 1882, als eigene Gruppe der *J. anacr.*: *Anelatereae*¹⁾, ebenso von Campbell (1895 und 1905), K. Müller (1906), von Schiffner (1893, als Trib. I und II der *Jung. anacr.*²⁾ und v. Wettstein (Handb. d. Syst. Bot. 1901 und 1911).

Vielleicht ist Cavers (Interrel. 1911, p. 195) im Rechte, welcher die *Sphaerocarpaceae* als eine eigene Entwicklungsreihe (I. Ordnung), gleichwertig mit *Marchantiales*, *Jungerm.* usw., betrachtet. Jedenfalls haben sie aber nach der phylogenetischen Auffassung von Cavers (vgl. den Stammbaum l. c. p. 194) mit den *Marchantiales* nichts gemein, sondern bilden den Ausgangspunkt der Reihe: *Sphaerocarpaceae* — *Jungerm.* — *Anthoc.* — *Sphagnales* usw.

Schließlich sei bei dieser Gelegenheit nochmals³⁾ ein Wort über die Stellung der von Campbell (Bot. Gaz. 1896) beschriebenen Gattung *Geothallus* gesagt, welche der Entdecker zu den *Anelatereae* (= *Sphaeroc.*) rechnet und auch Cavers (1911) weist ihr noch diese Stellung an. Daß diese Pflanze nicht hierher, sondern zu den *Codonioideae* („sehr nahe *Petalophyllum*“) gehört, hat Goebel ganz richtig erkannt (Org. I. Aufl., p. 291); in der II. Aufl. (1915) tritt sie aber wieder unter den *Sphaer.* und zwar unter dem willkürlich geänderten Namen „*Geocarpus*“ auf. Auch Campbell scheint später die ganz nahe Verwandtschaft mit *Fossombronina* gefühlt zu haben, er dreht aber die Sache einfach um und sagt: „It is quite possible that *Fossombronina* should be removed from the *Jungermanniales*, and associated with the *Sphaerocarpaceae*“ (Campbell, The Classification of the Liverworts in Amer. Naturaliste 1912, p. 694). Dies besagt, daß nähere verwandtschaftliche Beziehungen der *Sphaer.* zu den *Codonioideae* zugegeben werden.

¹⁾ Goebel hat später seine Ansicht geändert (siehe oben).

²⁾ Die Gattung *Thallocarpus* ist nach neueren Untersuchungen, wie schon oben erwähnt, einzuziehen (gehört zu *Riccia*).

³⁾ Die Ansichten des Verf. über diesen Punkt sind schon früher (vgl. oben p. 432) mitgeteilt worden.

II. Die neueren Ansichten über die Phylogenie der Anthocerotales.

Es empfiehlt sich, diese Anschauungen hier kurz zusammenzufassen, da sie von Wichtigkeit sind für die später in dieser Schrift zu behandelnden Fragen.

1. Es ist von jeher anerkannt worden, daß die *Anth.* eine scharf gegen die anderen abgegrenzte (selbständige) Gruppe der Lebermoose darstellen. Der Grad der Selbständigkeit ist von einzelnen Systematikern verschieden aufgefaßt worden, was übrigens weniger von Belang ist, hier aber doch erörtert werden muß. Lindberg (Hep. Hibern. 1875) und Leitgeb (Unters. üb. d. Leb.) haben zuerst die *Anth.* den beiden anderen Gruppen (Entwicklungsreihen) der Lebermoose: *Marchantiales* und *Jungermanniales* als gleichwertig an die Seite gestellt und dieser Anschauung ist von fast allen folgenden Bryologen beigeppflichtet worden¹⁾. L. M. Underwood (The Evol. of the Hep. 1894) hat zuerst die Idee ausgesprochen, daß diese drei Reihen gleichen Rang mit den übrigen Gruppen der Bryophyten haben, und diese Idee hat dann ihren Ausdruck gefunden in der Gliederung der Bryophyten durch Cavers (The Interrel. of the Bryoph. 1911) in zehn gleichwertige Gruppen, nämlich:

- I. Sphaerocarpales.
- II. Marchantiales.
- III. Jungermanniales.
- IV. Anthocerotales.
- V. Sphagnales.
- VI. Andreaeales.
- VII. Tetraphidales.
- VIII. Polytrichales.
- IX. Buxbaumiales.
- X. Eu-Bryales.

Diese beiden Autoren lassen also den Begriff: *Hepaticae* ganz fallen²⁾. Nicht so weit gehen die übrigen neueren Systematiker

¹⁾ Als selbständige, von keiner anderen Reihe der *Hepaticae* abzuleitende Reihe fassen die *Anthocerotales* auch auf Schiffner (1893) und die von seinen Anschauungen ausgehenden Autoren, sowie v. Wettstein (Handb. 1901 und 1911). Eine Ausnahme macht Goebel (1882), welcher die *Anth.* der Reihe der *Jungerm.* beizählt (vgl. oben Kap. IV). Man vgl. auch die Systeme von Dumortier (mit 5 Hauptgruppen), Trevisan (6 Gruppen) und Evans (4 Hauptgruppen).

²⁾ Einen entschieden ablehnenden Standpunkt gegen diese Ansicht nimmt Goebel in der II. Aufl. der Organogr. p. 519) ein. Die Bryophyten zerfallen nach dem Aufbau der Sexualorgane nur in zwei Gruppen: Leber- und Laubmoose; die Abtrennung der *Anthocer.*, *Andreaeales*, *Sphagnales* als eigene Gruppen ist also nicht berechtigt.

und Phylogenetiker, welche von der Anregung Underwood's ausgehend die *Anth.* als den übrigen Lebermoosen (*March.* + *Jungerm.*) gleichwertige Gruppe (Ordo oder Classis) gegenüberstellen, also I. *Hepaticae*, II. *Anthocerotales*. Diese Auffassung wurde zuerst ausgesprochen von Gayet 1897¹⁾ und von M. A. Howe (*Hep. and Anthocerotales of California*, 1899, Campbell (*Mosses and Ferns*, 1905), Schenck, in *Engl. Jahrb.* 1909, p. 18, C. Jensen (*Danm. Mosser* I, 1915).

Lotsy (Vorl. üb. Stammesg. II, 1909, p. 74) nimmt zu dieser Frage einen vermittelnden Standpunkt ein: „Was die Stellung der Anthoceroteen betrifft, so haben wir es offenbar mit Lebermoosen zu tun, die aber durch die lange Lebensdauer ihrer 2x-Generation bedeutend von den übrigen Lebermoosen abweichen.“

2. Vom phylogenetischen Standpunkte viel wichtiger als die Rangstellung ist die Frage, ob die *Anthocerotales* als niederster (primitivster) oder als höchster Typus der *Hepaticae* anzusehen sind. Ersteres war, wie aus den Darlegungen der früheren Kapitel hervorgeht, die man diesbezüglich vergleichen möge, lange Zeit die allgemein herrschende Ansicht. Es sei hier nur noch darauf hingewiesen, daß auch Hofmeister die *Anthoc.* ausdrücklich als „niederste Moose“ bezeichnet (Vergleich. Unt. 1851, p. 139). Ferner muß hier außerdem erwähnt werden die Anschauung von Delpino²⁾, nach dessen eigentümlicher Reduktionstheorie, auf die später nochmals zurückzukommen sein wird, die *Anth.* der am meisten depauperierte Typus der *Hepaticae* ist, der nach der Columella und der Dehiscenz des Sporogons eher zu den Laubmoosen gehört (l. c. p. 235). Leitgeb, Nägeli (*Mechanisch-physiol. Theorie der Abstammungslehre* 1884, p. 362) u. a. äußern sich nicht zu dieser Frage.

Die Idee, daß die *Anth.* als die phylogenetisch höchste Gruppe anzusehen seien, wurde zuerst klar ausgesprochen von Schiffner (*Nat. Pflanzenf.* 1893, vgl. auch oben p. 456) und dadurch wissenschaftlich begründet, daß bei ihnen unter allen Bryophyten im höchsten Grade das für die Archegoniaten durchaus gültige Gesetz der schrittweisen Rückbildung des Gametophyten und korrelative Höherentwicklung des Sporophyten verwirklicht ist.

Eine Stütze hat diese Anschauung neuerdings gefunden durch die Untersuchungen von O. Porsch, *Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der phylogenetischen Forschung* (Jena 1905), die ihn zu folgendem Resultate führten: „Tatsächlich besitzt das Sporogon von

¹⁾ L. A. Gayet, *Recherches sur le développement de l'archégone chez les Muscinées* (*Ann. sc. nat.* 1897, p. 243, 244).

²⁾ Delpino, *Applicazione di nuovi criterii per la classificazione delle piante* (*Mem. Accad. Bologna* 1888).

Anthoceros nicht nur echte zweizellige Stomata¹⁾, sondern der feinere Bau derselben stellt auch den Höhepunkt der Organisation des Spaltöffnungsapparates im Gesamtgebiete der Bryophyten dar“ (l. c. p. 155, vgl. auch p. 41 und 156).

Da ein Anschluß der Pteridophyten an die Bryophyten überdies nur durch Vermittlung der *Anth.* denkbar ist, so haben alle folgenden Systematiker, welche von engeren phylogenetischen Beziehungen dieser beiden Gruppen überzeugt sind, diese Anschauung vertreten und ebenso Cavers (The Interrel. 1911), obwohl er die Herleitung der Pteridophyten von Bryophyten in Abrede stellt (wohl aber die *Sphagnales* usw. aus den *Anth.* für sicher hält).

Zu den Botanikern, die den Anschluß der Pteridophyten an die *Anth.* leugnen, gehört auch Lotsy. Seine Stellungnahme in der hier behandelten Frage ist so wenig scharf präzisiert, daß seine Äußerung hier wörtlich angeführt werden muß: „Das primitivste Lebermoos in bezug auf die Struktur seiner Chromatophoren ist *Anthoceros*, zu gleicher Zeit das höchste in bezug auf seine 2x-Generation, und es weicht durch die eingesenkten Geschlechtsorgane von allen übrigen Lebermoosen ab. Ihm und seinen Verwandten ist also eine isolierte Stellung anzuweisen. Meiner Ansicht nach bildet *Anthoceros* das Ende einer Entwicklungsreihe und hat nach oben hin keinen Anschluß“ (Vortr. üb. Stammesg. II, 1911, p. 74).

Nach H. Schenck, Über die Phylogenie der Archegoniaten (Engl. Jahrb. 1909) dürften die *Anth.* mit Rücksicht auf die Beschaffenheit ihrer Sporogone zu den primitivsten Bryophyten gehören (l. c. p. 18) und ganz ähnlich äußert sich Schenck in dem Bonner Lehrb. d. Bot., XII. Aufl. 1913, p. 367. Die Begründung dieser Ansicht ist doch wohl sicher unzutreffend, denn *Anthoceros* besitzt von allen *Hepaticae* zweifellos den höchst entwickelten Sporophyten.

Auch Goebel ist, wie aus verschiedenen Stellen in der II. Aufl. der Organographie²⁾ hervorgeht, der Ansicht, daß die *Anth.* als „primitive“ Lebermoose aufzufassen sind, was er aus dem primitiveren Aufbau der Sexualorgane und der Übereinstimmung im Bau des Gametophyten und Sporophyten zu erweisen sucht, die bei den *Anthoc.* größer sei, als in irgendeiner anderen Gruppe der Bryophyten³⁾.

3. Die dritte Frage, welche von Wichtigkeit ist, bezieht sich auf die Abstammung der *Anthocerotales*. Soweit sich die Autoren darüber äußern, lassen sich zwei Ansichten feststellen.

¹⁾ Auf die Tatsache, daß unter den Lebermoosen allein nur die *Anth.* echte Spaltöffnungen besitzen, haben schon früher Leitgeb u. a. hingewiesen.

²⁾ Vgl. besonders p. 520 und 541.

³⁾ Man vgl. damit die Hypothese von H. Hallier (Kap. XIII, VI), nach welcher die Verfahren der Archegoniaten zwei vegetativ gleiche Generationen besaßen, aus denen sich Gametophyt und Sporophyt differenzierten.

a) Als selbständige Reihe aus einer hypothetischen Stammform der Bryophyten (resp. der *Hepaticae*). Es ist selbstverständlich, daß diese Ansicht vertreten wird von allen den obengenannten Autoren, welche den *Anthoc.* eine den übrigen *Hepaticae* gleichwertige Stellung anweisen, wie: Underwood, Campbell¹⁾, Schenck. Auch Lotsy leitet sie von seiner hypothetischen *Sphaero-Riccia* ab. — Lang (On the Sporogonium of *Notothylas* in Ann. of Bot. 1907) äußert sich darüber so, daß es eine offene Frage ist, ob die *Anthoc.* von den Urformen der *Hepaticae* abstammen oder unabhängig, aber in ähnlichen Stufen, von den hypothetischen Algenvorfahren entwickelt haben oder ob Rückbildung (Reduktion) mitgespielt hat in der Entstehung der Gruppe, wie sie uns heute vorliegt. Gegenwärtig liege kein Anhaltspunkt vor, sie von einer anderen Gruppe der *Hepaticae* abzuleiten. — Auch Delpino (Applicazione de nuovi criterii per la class. d. piante. In Mem. Accad. Bologna 1888) ist augenscheinlich derselben Anschauung, wie aus folgender Äußerung und aus dem Stammbaume hervorgeht (l. c. p. 235): „Il tipo *Anthoceros*, sebbene depauperatissimo, appartenga piuttosto ai muschi, in vista della columella e della discesa dello sporogonio.“

b) Anschluß an eine Gruppe der *Hepaticae*. Diese Anschauung vertritt Leitgeb, indem er die *Anthocerotales* von *Sphaerocarpus* (also den *Jung. anacrogynae*) ableitet; von derselben Form entspringen dann als zweite Reihe die *Jungermanniales*. Damit stimmt im wesentlichen auch die Anschauung von Cavers (The Interrel. of the Bryoph. in New Phytol. 1811, p. 149 und Stammbaum p. 194), nach welcher vermutlich die *Anth.* und *Jungerm.* von einer den *Sphaerocarpaceae* ähnlichen Form abstammen, wobei aber zu bemerken ist, daß er letztere als eigene und zwar die primitivste Entwicklungsreihe der Bryophyten auffaßt. Dieselbe Anschauung ist ferner ausgedrückt in den Systemen von Goebel (1882), wo die *Anthoc.* direkt als Untergruppe der *Jungermanniales*-Reihe hingestellt werden. Campbell hat seine Ansichten in dieser Frage mehrmals geändert. In der Schrift: On the relationships of the Archegoniata (Bot. Gaz. 1891, p. 325 und Stammbaum p. 327) steht er noch auf dem Standpunkte Leitgeb's und leitet die *Anthoc.* von den *Jung. anacrogynae* ab. In Mosses and Ferns (1895 und 1905) nimmt er für sie aber einen separaten Ursprung aus einer entfernten Urform der Bryophyten an (siehe oben). Endlich in den: Studies on some Javanese Anthocerotaceae II (Annals of Bot. 1908) weist er auf gewisse Ähnlichkeiten im Sporogon von *Notothylas* und *Cyathodium* hin und darauf, daß bei *Cyathodium foetidissimum* nur wenige (bis 4) Chromatophoren in den Zellen vorkommen, woraus er schließt, daß die *Anthoc.* den *Marchant.* näher stehen dürften, als den *Jungermanniales*.

¹⁾ Vgl. Campbell, Mosses and Ferns I. ed. 1895, p. 151.

4. Bei dieser Gelegenheit sei auch kurz die Frage erörtert, welche Stellung die Gattung *Notothylas* unter den *Anthocerotales* einnimmt. Leitgeb und die meisten anderen Autoren betrachten *Notothylas* als die primitivste Form der *Anthoc.* Im Gegensatz dazu sieht Lang (On the Sporogonium of *Notothylas* in *Annals of Bot.* 1907) eine durch Reduktion des Sporogons von ein oder mehreren *Anthoceros*-ähnlichen Formen abgeleitete künstliche Gattung. Auch Goebel (*Org.* II. Aufl. 1915, p. 738) hält sie für eine reduzierte Form. Dagegen wendet Cavers (l. c. p. 147) auf Grund seiner Untersuchungen an *Anthoceros Hallii* ein, daß dies eine offene Frage ist, und daß man das Sporogon von *Notothylas* nicht notwendigerweise als durch Reduktion entstanden auffassen muß.

III. Die Stellung der Hepaticae im System.

Auf die Stellung der Hepaticae in älteren Systemen braucht hier nicht näher eingegangen zu werden, da es sich dabei um allen Botanikern geläufige Dinge handelt. Nur kurz sei daran erinnert, daß Linné die wenigen bekannten Hepaticae zu den Algen rechnete. Später wurden sie ziemlich allgemein als eine der Hauptgruppen der Moose (*Muscineae* oder *Bryophyta*) und letztere wieder als eine der Gruppen der Kryptogamen¹⁾ aufgefaßt, die sich (nach Eichler, Sachs u. a.) gliedern in: I. *Thallophyta* (= I. *Bryophyta*, 1. *Thalloidea* im Syst. von A. Braun 1864), II. *Bryophyta* oder *Muscineae* (= I. *Bryophyta*, 2. *Thallophyllodea* A. Br., wozu aber auch die Charen gezählt werden), III. *Cryptogamae vasculares* (= *Pteridophyta*). — Die Übereinstimmung der beiden Gruppen II. und III. im Verlauf des Generationswechsels und in den Geschlechtsorganen hat dann dazu geführt, sie unter gemeinsamem Namen zu vereinigen als *Archegoniatae*²⁾ (Goebel) oder *Embryophyta zoidiogama* oder *Emb. asiphonogama* (Engler).

¹⁾ Als Kuriosität und zur Bekräftigung des Satzes, daß nichts so unsinnig ist, daß es nicht behauptet werden könnte, sei hier auf die Schrift von Demont, *Découverte des organes sexuels, du fruit et des semences dans le genre Jungermannia dont l'organisation est demeurée entièrement inconnue jusqu'à ce jour.* Paris, imp. Malteste et Co. 1857, hingewiesen. — Die große Entdeckung des Autors, auf deren Erneuerung er ein siebenjähriges Studium verwandt hat, ist die, daß die Hepaticae keine Kryptogamen, sondern Phanerogamen sind und im System in die Nähe der Ericaceen zu stehen kommen. Die Kapsel ist die vierteilige Blumenkrone, die Seta, die Corallenröhre usw.

²⁾ Der Begriff: *Archegoniatae* wird übrigens in verschiedenem Umfange gebraucht. Goebel rechnete ursprünglich (z. B. in Schenk, *Handb.* 1882) dazu auch die Gymnospermen und manche Autoren (Lotsy, Vorles. üb. Stammesg. II, 1909) stehen noch auf diesem Standpunkte. Später (*Organ.* I. Aufl., p. 233) hat aber Goebel nur *Bryophyta* und *Pterid.* dazu vereinigt und dieser Standpunkt ist jetzt wohl der von den meisten Systematikern angenommene (z. B. Wettstein, *Handb.*, Campbell, Mosses and Ferns, Bower, *The Origin of a Land Flora* usw.).

In dem von polyphyletischer Auffassung ausgehenden, gegenwärtig von den meisten Systematikern angenommenen¹⁾ System von Wettstein (Handb. d. syst. Bot. 1901) stehen die Hepaticae in dem VII. Stamme des Pflanzenreiches: *Cormophyta*, der sich folgendermaßen gliedert:

Cormophyta I. Abteilung Archegoniatae.

1. Unterabt. Bryophyta.

I. Klasse Musci.

II. „ Hepaticae.

2. Unterabt. Pteridophyta.

II. Abteilung Anthophyta.

1. Gymnospermae.

2. Angiospermae.

Diese Anschauung hat auch vereinzelt Widerspruch gefunden. Goebel (Org. II. Aufl., p. 519) sagt: „Es scheint nicht zweckmäßig, die Bryophyten mit den übrigen Archegoniaten und den Samenpflanzen als „Kormophyten“ zusammenzufassen“ und auch G. Bonnier (Sur la comparaison des Muscinées et des Cryptogames vasculaires in Rev. Gén. de Bot. 1907, p. 513–521) kommt trotz der von ihm erörterten Ähnlichkeiten und Homologien zu dem Schlusse: „les Muscinées constituent un groupe très spécial du regne végétal“. Während es sich hier um Ansichten ausgezeichneter Forscher handelt, die auf reiche wissenschaftliche Erfahrung begründet sind und deshalb volle Beachtung beanspruchen, auch wenn sich diese Ansichten nicht als richtig erweisen sollten, so möge hier noch ein anderes Urteil angeführt werden, nicht etwa weil es von irgendwelchem wissenschaftlichem Belang ist, sondern als typisches Beispiel für die Art und Weise, wie vielfach in neuerer Zeit phylogenetische Fragen behandelt werden. Diese sehr moderne „Methode“ besteht darin, daß Anfänger ihre Laufbahn nicht damit beginnen, sich ein solides Wissen und wissenschaftliche Erfahrung anzueignen (das ist überdies bekanntlich mühsam und langwierig!), sondern sofort mit ihren „Ideen“ und Urteilen über die tiefgründigsten Fragen der Phylogenie vor die Öffentlichkeit treten. So liest man in einer Studentenarbeit! (Inauguraldissertation) folgende Belehrung: „Zunächst kann ich mich durchaus nicht mit der Ansicht Wettstein's²⁾ einverstanden erklären, der die Bryophyten mit Pteridophyten und Samenpflanzen zusammen als

¹⁾ Auch A. Engler und mit ihm seine zahlreichen Schüler vertreten neuerdings den gleichen Standpunkt; das neue System von Engler unterscheidet sich nur durch Annahme einer größeren Zahl von „Stämmen“ von dem Wettstein's. — Chodat (Principes de Botanique 1907) unterscheidet vier „Embranchements“, von denen das 4. „Archidiophytes“ den *Cormophyta* entspricht (l. c. p. 718).

²⁾ Die der Autor nur aus einem Referat in Hedwigia kennt!

einheitlichen Stamm der Cormophyten seinen sechs übrigen Stämmen als gleichwertigen siebenten hinzufügt. Was die Moose als „Cormophyten“ mit den übrigen „Cormophyten“ überein haben, liegt auf rein physiologischem Gebiete (!), denn die beiden Gruppen gemeinsame „Sonderung in Stamm und Blatt“ fällt in das Gebiet der analogen Erscheinungen, die eine natürliche Systematik zwar genau zu berücksichtigen hat, die als Einteilungsprinzip aber ohne Bedeutung bleiben müssen. Für mich sind die Bryophyten ein durchaus gesonderter Pflanzenstamm für sich; sie sind, um mit Sachs zu reden: ein Pflanzenreich für sich. Die gewöhnliche Einteilung der Bryophyten in „Lebermoose“ und „Laubmoose“ möchte ich hier unterlassen und an deren Stelle die sechs einzelnen in sich abgeschlossenen, ihrem Umfange nach allerdings sehr verschiedenen Gruppen der Jungermanniaceen, Marchantiaceen (im weiteren Sinne), Anthocerotaceen, Sphagnaceen, Andreaeaceen und Bryineen setzen.“ Es ist bedauerlich, daß sonst ernst zu nehmende Bryologen¹⁾ für derartiges unreifes Geschwätz Reklame machen.

IV. Die Beziehungen der Hepaticae zu den anderen Gruppen der Bryophyten.

Die früher allgemein angenommene Einteilung der *Bryophyta* (*Muscineae*) in zwei Hauptgruppen (Klassen): *Hepaticae* und *Musci* ist erst in neuester Zeit von einigen Botanikern aufgegeben worden, jedoch ist die erstere Anschauung auch heute noch die weitaus vorherrschende. Es ist bereits oben (Abschn. II dieses Kap.) berichtet worden über die Lostrennung der *Anthocerotes* von den *Hepaticae*, also Aufstellung von drei Hauptgruppen der *Bryophyta* (Gayet, Campbell, Schenck, Howe usw.) und von der am weitesten gehenden Auffassung von Cavers, der die *Bryophyta* in zehn gleichwertige Gruppen zerlegt (siehe oben p. 477). Hier soll nur noch ergänzend die Anschauung von Kienitz-Gerloff (Über den genet. Zusammenhang der Moose mit den Gefäßkr. und Phanerog. in Bot. Zeitg. 1876, p. 708) verzeichnet werden, welcher geneigt ist, „die Einteilung in Laub- und Lebermoose zu verwerfen: erstere Abteilung wird allerdings bestehen bleiben können, aber Riccieen, Anthoceroteen, Marchantieen und Jungermannieen sind ihnen systematisch gleichwertige Ordnungen“. Diese Ansicht hat keinen Anhang gefunden, daß sie mindestens bezüglich der Riccieen unrichtig ist, bedarf heute keines Hinweises. Es handelt sich in allen diesen Fällen um persönliche Ansichten, deren Berechtigung durch Tat-

¹⁾ Vgl. Loeske, Studien zur vergl. Morphologie und phylogenetischen Systematik der Laubmoose (Berlin 1910), p. 41.

sachenmaterial weder bewiesen noch bestritten werden kann. Nehmen wir also das Recht in Anspruch, uns auf den Standpunkt der Zerteilung in Leber- und Laubmoose zu stellen, so ist die Frage von Wichtigkeit, welche der beiden Klassen als die ursprünglichere zu bezeichnen und daher im aufsteigenden System der anderen voranzustellen sei.

Die nahezu einmütige ¹⁾ Auffassung ist die, daß die *Hepaticae* als ursprünglichere (niedere) Gruppe vor die *Musci* zu stellen seien. Dies stützt sich auf die Ansicht aller Systematiker, welche meinen, daß die beblätterten Formen aus frondosen (thallosen) herzuleiten sind (letztere kommen nur unter den Lebermoosen vor!) und daß die *Musci* in vieler Beziehung (z. B. im Sporogon) eine höhere Differenzierung erlangt haben, als die *Hepaticae*. Die gegenteilige Auffassung hat zuerst S. O. Lindberg (On Zoopsis in Journ. Linn. Soc. 1872, p. 199) formuliert: „Hepaticae are superior to Bryineae“ und die Begründung dafür angegeben (l. c. p. 196). Die Laubmoose sind den Lebermoosen einzig überlegen in dem mehr differenzierten Sporogon und dem Vorhandensein einer Blattrippe ²⁾. In neuerer Zeit hat die Idee der Voranstellung der Laubmoose vor die Lebermoose und damit im Zusammenhange die Ableitung der thallösen *Hepaticae* von foliosen nur R. v. Wettstein (vgl. Kap. XII) mit Entschiedenheit vertreten.

Es ist höchst auffallend, daß diese schon 1901 (Handb. d. syst. Bot., I. Anfl.) begründete Idee bisher wenig Anhang gefunden hat; Ref. möchte aber dieselbe unbedenklich für den wesentlichen Fortschritt erklären, welchen die phylogenetische Systematik der Bryophyten in den letzten Dezennien gemacht hat.

Für die Richtigkeit der Anschauung v. Wettstein's sprechen auch die Untersuchungen von O. Porsch (Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der phylogenetischen Forschung, Jena 1905), die folgendes Resultat ergeben haben: „Aber auch der im allgemeinen höher entwickelte Sporophyt der Laubmoose hat es nur zu einem ursprünglichen Stadium gebracht. Den Höhepunkt der histologischen Differenzierung und entwicklungsgeschichtlichen Anlage dieses Apparates hat der Sporophyt der Gattung *Anthoceros* erreicht, welcher auch in der Reduktion des Gametophyten und ausgesprochenen höheren Organisation des Sporophyten die höchste Stufe darstellt“ (l. c. p. 156).

¹⁾ Nach der Ansicht des Ref. liegt aber darin keineswegs eine Gewähr, daß diese Ansicht auch die richtige sei.

²⁾ Der Biologe und phantasiereiche Phylogenetiker Delpino (Applicazione di nuovi criterii per la classific. delle piante in Mem. Accad. Bologna 1888) spricht sich über diese Frage folgendermaßen aus: „Quanto a precedenza dovrebbero aver la i muschi sull'epatiche . . . Ma il vero è che l'epatiche appartengono a tipi depauperati e semplificati, come ne fanno fede i rudimenti fogliari (marcanziee, riccie ecc.). Quindi appare che siano formazioni postume“ (l. c. p. 235).

Der Spaltöffnungsapparat von *Anthoceros* stimmt auch in allen wesentlichen Punkten mit dem der Pteridophyten überein, wie die Untersuchungen von Porsch weiter gezeigt haben.

Eine weitere Stütze für diese Anschauungen Wettstein's versucht Emma Lampa¹⁾ von ganz anderem Gesichtspunkte aus zu erbringen. Durch ihre Untersuchung der Keimungsgeschichte verschiedener Lebermoose kommt Frau Lampa diesbezüglich zu wesentlich anderen Anschauungen als die bisher üblichen. Der Keimfaden der Lebermoose ist homolog dem Protonema der Musci, die „Keimscheibe“ (der *Marchantiales*) ist nicht als eigenes Stadium zu betrachten, aus dessen einem Quadranten der junge Gametophyt hervorwächst (Leitgeb), sondern sie ist die Anlage des Gametophyten selbst und eine Quadrantenteilung findet nicht statt, sondern zunächst tritt eine zweischneidige Scheitelzelle auf, im zweiten Segmente wird dann eine dreiseitige gebildet, die am Keimpflänzchen (auch bei den thallosen Formen) eine dreiseitige Beblätterung bewirkt, die allerdings bei manchen Thallosen später ganz verschwindet. Die Anlage des Gametophyten erfolgt also bei allen Lebermoosen nach demselben Gesetz, wie bei den Laubmoosen und den Farnen. „Die Laubmoose zeigen die primitivste Anwendung dieses Gesetzes ohne sonderliche Ablenkung.“ Die Lebermoose (mindestens die *Marchantiales*) verhalten sich in ihrer Ontogenese wesentlich gleich, wie die Farnprothallien²⁾. Es ist also die Annahme berechtigt, daß die thallosen „Lebermoose den Farnen näher stehen, als die Laubmoose“. Die Auffassung der Entwicklungserscheinungen der *Marchantiales* (um diese handelt es sich dabei zumeist) der Frau Lampa steht im Widerspruche mit dem „Keimscheibenphantom“ (wie es Frau Lampa nennt), welches sich aus den Untersuchungen von Leitgeb und seiner Schüler ergeben hat und auf diese gewiß nicht gering zu erachtende Autorität hin bisher allgemein als richtig angenommen worden ist. Gegen die Untersuchungen und Deutungen von Frau Lampa ist von Goebel (Org. II. Aufl., p. 760) Widerspruch erhoben worden, sie bedürfen aber auch noch einer Bestätigung durch neue Untersuchungen.

Eine andere wichtige Frage ist die, ob die Laubmoose und Lebermoose auseinander abzuleiten sind, oder ob sie zwei selbständige aus der hypothetischen Urform der Bryophyten entsprungene Reihen sind (ohne direkte phylogenetische Beziehung zueinander). Die letztere Anschauung vertreten

¹⁾ E. Lampa, Untersuchungen an einigen Lebermoosen I (Sitzb. Akad. d. Wiss. Wien 1902), II (ebenda 1903). — Über die Beziehung zwischen dem Lebermoosthallus und dem Farnprothallium (Öst. bot. Zeitg. 1909, No. 11).

²⁾ Besonders klar zeige sich das bei dem Vergleiche der Keimstadien von *Peltolepis grandis* mit den Prothallien der Farne (vgl. Lampa in Öst. b. Ztg. 1909).

Goebel, Organog. I, ed. 1898, p. 235¹⁾ und Wettstein (Handb. d. syst. Bot. 1901, vgl. Stammbaum II. Bd., p. 26). Auch Velenovský (Vergl. Morphologie I, 1905, p. 86) sagt: „Laub- und Lebermoose sind zwei Typen; sie gehen parallel nebeneinander; einer ist von dem anderen phylogenetisch unabhängig.“ — Lotsy (Votr. üb. Stammesg. II, 1909, p. 214) äußert sich dahin, daß vielleicht Beziehungen der *Sphagnales* zu den *Anthocerotales* und der *Andreaeales* zu *Calobryum* bestehen, die aber so entfernt sind, daß sie nicht als Hinweis einer Abstammung der Laubmoose aus den Lebermoosen betrachtet werden dürfen. — Nach Arthur Meyer (Die Vorvegetation der Pteridophyten. In Ber. d. deut. Bot. Ges. 1910, p. 315) „stammen wahrscheinlich die Laubmoose und die Lebermoose von zwei verschiedenen Zweigen der Vorvegetation ab“.

Demgegenüber vertreten Campbell (Mosses and Ferns 1895, p. 509, 511²⁾ und Stammbaum p. 519 — II, ed. 1905, p. 594, 595 und 606) und Cavers (The Interrelationships of the Bryoph. 1911; vgl. Stammbaum p. 194), gestützt auf gewisse Ähnlichkeiten im Sporogonbau von *Notothylas* und *Sphagnum*, die Anschauung, daß die Laubmoose durch Vermittlung der *Sphagnales* sich direkt aus den *Anthocerotales* herleiten. Weit vorsichtiger äußert sich F. O. Bower über diesen Punkt (The Origin of a Land Flora 1908, p. 274): „All these considerations taken together point to a close analogy (if nothing more) between the two types“ (i. e. *Anthocerot.* und *Sphagnales*).

V. Die Ableitung der Pteridophyten von den Lebermoosen.

„Wir stehen hier vor dem dunkelsten Punkte in der Phylogenie des Pflanzenreichs. Denn die Stelle in der Reihe der niederen Pflanzen, wo die erste Andeutung eines farnähnlichen Sporophyten auftrat, war die Geburtsstätte für die gewaltig entwickelte Abteilung der Phanerogamen“ (G. Klebs). Die Meinungen der Botaniker sind geteilt darüber, ob die Bryophyten den Ausgangspunkt für die Pteridophyten bildeten oder ob die Bryophyten ein blind endender Ast der Archegoniaten sind.

I. Zunächst soll hier die erste der beiden widerstreitenden Ansichten erörtert werden. Es sei hier vorausgeschickt, daß alle

¹⁾ Früher (in Schenk, Handbuch II, 1882, p. 400) hat sich Goebel darüber dahin geäußert, „daß Laub- und Lebermoose, so differente Formen sie auch scheinbar umfassen, doch zwei in sich zusammenhängende Entwicklungsreihen darstellen, und zwar Reihen, die so viel Gemeinsames zeigen, daß sie als Zweige eines Stammes aufgefaßt werden müssen, dessen hypothetischen Eigenschaften die niederen Lebermoose noch am nächsten stehen“.

²⁾ Hier heißt es von den Laubmoosen: „Undoubtedly related to the Anthocerotae through *Sphagnum*“, in der II. Aufl. p. 595 ist in demselben Satze das „undoubtedly“ vorsichtig abgeschwächt in „probably“.

Autoren, die dieser Anschauung sind, ausnahmslos nur eine Ableitung der Pteridophyten von den Lebermoosen (speziell von den *Anthocerotales*) für möglich halten, eine solche von den Laubmoosen aber für ausgeschlossen betrachten. — Hofmeister hatte in seinen vergleichenden Untersuchungen (1851) zuerst die Homologien zwischen dem Sporophyten der Bryophyten und dem der Pteridophyten nachgewiesen, ohne aber daraus phylogenetische Konsequenzen zu ziehen (vgl. l. c. p. 139).

1. Einen Versuch, den Hymenophyllaceensorus mit dem Sporogon von *Anthoceros* zu homologisieren, hat zuerst K. Prantl 1875 unternommen¹⁾. Er geht dabei von der Voraussetzung aus, daß die Hymenoph. die niedersten Formen der Pteridophyten darstellen, er hat jedoch dabei keineswegs daran gedacht, *Anthoceros* als die höchste Form der Lebermoose zu erklären, sondern er hält noch an der üblichen Ansicht fest, daß es sich dabei um eine der primitivsten Formen handelt, wie aus folgender Stelle klar hervorgeht: „Es leuchtet sofort ein, daß wir als Ausgangspunkt für die Entwicklung der Gefäßpflanzen nicht die am höchsten entwickelten Moosfrüchte, die der Laubmoose, vermuten dürfen, sondern vielmehr Gebilde, welche, auf einer sehr niederen Organisationsstufe stehend, einerseits die Stufenreihe der verschiedenen Moosfrüchte, andererseits gegliederte Pflanzen aus sich hervorgehen lassen konnten; wir werden somit die Vergleichspunkte bei den niedrigsten Lebermoosen, *Riccia*, *Blasia*, zu suchen haben und werden durch die an den Hymenophyllaceensorus erinnernde Differenzierung der Kapsel auch auf *Anthoceros* hingewiesen.“

Den Entwicklungsgang von dem Sporogon einer Anthocerotee zum Sporophyten eines Farn (Hymenophyllaceae) denkt sich Prantl in folgender Weise: nachdem nach seiner Ansicht Homologien zwischen beiden bestehen, so stellt er die Hypothese auf, „daß die Entwicklung der Farne überhaupt damit begann, daß die Kapsel eines mit *Anthoceros* verwandten Lebermooses zunächst durch die senkrechte Wand in der vorderen Hälfte des Embryo eine Dichotomie erfuhr und durch Wiederholung dieser Dichotomie in einem Quadranten eine monopodial verzweigte Hauptachse (Stamm) entstand, deren Seitenzweige, die Kapseln, sich unter Herausbildung des Scheitelwachstums zu den einfachsten Blättern, wie wir sie bei Hymenophyllaceen antreffen, entwickelten“ (Prantl, Bemerkungen über Verwandtschaftsverh. der Gefäßkr. und den Ursprung der Phanerog. — Sep.-Abdr. aus Verh. der phys.-mediz. Ges. zu Würzburg, X. Bd., 1875).

¹⁾ Prantl, Unters. zur Morphol. der Gefäßkryptog., I. Heft, 1875, p. 62 ff. — Später hat V. Lühne den Gegenstand ausführlicher behandelt in der Schrift: Das Sporogon von *Anthoceros* und dessen Homologien mit dem Sorus der Farne (in „Lotos“ 1898, No. 1).

2. Dieser Anschauung Prantl's, die auf dem morphologischen Vergleiche der Sporophyten basiert, stimmt Kienitz-Gerloff nicht bei (vgl. dessen Schrift: „Über den genetischen Zusammenhang der Moose mit den Gefäßkryptogamen und Phanerogamen in Bot. Zeit. 1876, p. 705, 721) und sucht die Frage ausgehend von Hückel's biogenetischem Grundgesetz durch Vergleich der Embryonen und deren ersten Teilungsvorgängen zu lösen, wobei er noch dazu eine Hilfs-hypothese einer Lageveränderung des Embryos bei Pteridophyten voraussetzen genötigt ist. Daß diese Zellteilungsvorgänge zur Lösung phylogenetischer Fragen ziemlich wertlos sind, ist heute eine wohl allgemein anerkannte Tatsache¹⁾.

3. Leitgeb (Unters. üb. d. Leb. VI. 1881, p. 59—61) ist der Ansicht, daß die Pteridophyten von den Muscineen herzuleiten seien und nicht ihr Zusammenhang noch weiter nach abwärts (auf gemeinsame Urformen) zu verlegen sei. Wenn auch die Form der Bryophyten, welche der Ausgangspunkt der Pteridophyten war, nicht mehr unter den jetzt lebenden Formen erhalten sein kann, so weist doch alles darauf hin, daß *Anthoceros* unter letzteren, die ihr am nächsten kommende ist. Leitgeb verschmäht es ausdrücklich, mutmaßliche und phantastische Entwicklungsreihen zu konstruieren und macht bei dieser Gelegenheit sehr vernünftige Bemerkungen über die Grenzen exakter phylogenetischer Forschung.

4. Viel allgemeiner, aber sehr bestimmt, äußert sich Nägeli zu dieser Frage (Mechanisch-physilog. Theorie der Abstammungslehre 1884, p. 362): „Die Gefäßkryptogamen stammen von lebermoosartigen Pflanzen ab; namentlich ist dieses für die Farne sehr augenscheinlich, deren Prothallium, welches aus einer keimenden Spore hervorgeht, die größte Ähnlichkeit mit einem kleinen Lebermoos hat. Die große blättertragende Pflanze der Gefäßkryptogamen ist der phylogenetische Abkömmling der Moosfrucht, welche vegetativ wird.“ Wie dieser Prozeß nach seiner Ansicht auf langem Wege vor sich ging, stellt sich Nägeli so vor, daß aus dem einfachen thallomartigen Sporogon

¹⁾ Ausführlich beschäftigt sich mit der Kritik der Embryologie als Quelle phylogenetischer Erkenntnisse F. O. Bower im XIV. Kap. seines an Ideen reichen Buches *The Origin of a Land Flora* 1908 und kommt zu dem Schlusse (l. c. p. 180) „Excepting perhaps within narrow circles of affinity, and especially in those where definiteness is the rule, arguments from detail of segmentation must be discounted: and this will be so in regard to the initial embryogeny of the sporophyte, as much as to the continued embryology close to the growing apex“ und l. c. p. 251: „that the importance of the earliest stages has been greatly overestimated. It has been shown that neither the initial segmentation of the embryo, nor the continued segmentation at the growing point bears any constant relation to the genesis of appendages, or of specific tissues. It thus becomes apparent that the early details of segmentation themselves are not sufficiently trustworthy guides in the study of the origin of members, except perhaps between closely allied organisms.“

der Lebermoose entweder „ein durch Sprossung sich vermehrendes Thallom“ hervorging oder als zweite Möglichkeit, „daß das thallomartige Sporogon, indem es vegetativ wird, unmittelbar (nicht erst durch seitliche Sprossung) zum blättertragenden Stengel sich verlängert, so daß der daraus hervorgehende Sproß am Grunde Thallomnatur besitzt und weiter oben zum Caulom wird“. Über die weiteren Stufen der Fortentwicklung lese man l. c. p. 476—479 nach. Über die Form der Lebermoose, an die sich die Pteridophyten anschließen, sowie über die Gruppe der letzteren, welche als die primitivste zu betrachten ist, äußert sich Nägeli nicht, sondern er sagt (l. c. p. 479) ausdrücklich, daß kein bestimmtes Lebermoos in die Abstammungslinie einzusetzen sei.

5. Eine seltsame Theorie über die Art und Weise der Entstehung des Sporophyten der Pteridophyten aus dem Sporogon der Moose hat J. Velenovský in Vergleich. Morphologie der Pflanzen I, 1905 konstruiert¹⁾. Diese Theorie dürfte zwar kaum auf einen höheren wissenschaftlichen Wert Anspruch erheben, wie etwa die oben erwähnte Ansicht des Herrn Demont, nach welcher die Lebermoose zu den Ericaceen gehören, aber sie möge dennoch der Kuriosität wegen hier angeführt werden²⁾.

Das Sporogon der Moose kann selbständig leben und sich entwickeln. „Seine Gewebe sind identisch mit jenen des Phanerogamenblattes. Die verdickte Kapsel gleicht dann der flachen Blattspreite, die Säule der Mittelrippe des Blattes, das Stielchen des Sporogoniums dem Blattstiel. Hier sieht man also, daß aus der befruchteten Eizelle im Archegonium der Laubmoose das echte Blatt der Phanerogamen oder Farne sich gebildet hat“ (l. c. p. 90).

Der Ref. hält sich für verpflichtet bei dieser Gelegenheit F. Pax gegen die Bemerkung Velenovský's zu verteidigen, daß er in seiner Morphologie d. Pfl. (1890) p. 373 eine ähnliche Deutung des Sporogons gegeben habe. Pax hat dort nur die Hofmeister'schen Homologien erörtert und mit ausdrücklicher Beziehung auf die oben zitierten Ausführungen von Nägeli den Satz beigefügt: „Will man die Farne von den Moosen ableiten, so kann dies nur durch die Verzweigung

¹⁾ Die vielfachen sonstigen Vorzüge dieses Werkes (besonders des II. Bandes) sollen durch diese Kritik der in Rede stehenden Theorie durchaus nicht geschmälert werden.

²⁾ Ein wesentlicher Unterschied ist dabei allerdings zu berücksichtigen, indem nämlich Demont seines Zeichens „Huissier“ war, während Velenovský eine ord. Professur an einer Universität bekleidet und überdies für einen hervorragenden Bryologen bei seinen Konnationalen gilt (seine bryologisch-floristischen Werke sind in tschechischer Sprache geschrieben und daher der Wissenschaft nicht allgemein zugänglich).

des Sporogons erfolgt sein.“ Nun sind aber die Ansichten Nägeli's von denen Velenovský's wesentlich verschieden.

6. Eine ähnliche Anschauung, wie Prantl, vertritt noch 1894 L. M. Underwood (The Evolution of Hepaticae in Bot. Gaz. XIX., auch separat erschienen), indem er von den primitiven *Anthocerotales* die *Leptosporangiaten* Farne ableitet (andererseits auch die Laubmoose durch Vermittlung von *Sphagnum*, siehe oben) und damit die ganze Linie der höheren Pflanzen (vgl. l. c. p. 359 und Stammbaum p. 360).

7. Einen neuen Gesichtspunkt bringen D. H. Campbell und R. v. Wettstein in die Frage, indem sie zwar wie Prantl und Leitgeb von den *Anthocerotales* ausgehen, aber nicht die *Leptosporangiaten* Pteridophyten (*Hymenophyllaceae*) als primitivste betrachten, sondern die *Eusporangiaten*: Ophioglossaceen und unter den lebenden als niedersten Typus der Pteridophyten die Gattung *Ophioglossum*¹⁾. Campbell hat sich schon ganz klar darüber geäußert in seiner Schrift: On the relationships of Archegoniata (Bot. Gaz. 1891, p. 324 und 327) später in Mosses and Ferns 1895, p. 508 ff. u. a.). Unabhängig von Campbell hat R. v. Wettstein dieselbe Idee gefaßt und in einem Vortrage im Verein „Lotos“ in Prag vorgetragen, ebenso in seinem Handb. d. syst. Bot. I. ed. 2. Bd. 1903—08, p. 52. — In der II. Aufl. 1911, p. 293, 294 ist Wettstein zu einer wesentlich anderen Auffassung gekommen. Die lebenden Pteridophyten lassen sich unmöglich in eine Entwicklungsreihe bringen: einen relativ ursprünglichen Typus stellen die Lycopodiinen dar, einen zweiten die Ophioglossales²⁾. Diese Anschauung ist sozusagen ein Kompromiß zwischen der von Campbell und Bower und zweifellos nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnis insofern die am meisten berechtigte, als sich weder gegen die von Campbell noch die von Bower tatsächliche und schlagende Argumente beibringen lassen.

Schließlich sei noch bemerkt, daß Campbell auch seine Ansicht klarlegt, wie er sich die Entwicklung des Sporophyten etwa von *Ophioglossum* aus dem Sporogon von *Anthoceros* vorstellt: „If we could imagine the meristem at the base of the sporogonium of *Anthoceros* to produce a lateral flattened appendage or leaf, and the foot to

¹⁾ Seine Argumente dafür hat Campbell zusammengefaßt in Moss. and Ferns I. ed. p. 516, II. ed. p. 601. — Anderer Ansicht über diesen Punkt ist Bower, welcher in den *Lycopodiaceae* (*Phylloglossum*) den Ausgangspunkt der Pteridophyten erblickt und führt auch die Farne auf den strobiloiden Typus zurück (vgl. darüber u. a. Bower: Is the Eusporangiate or the Leptosporangiate the more primitive type of Ferns? (Ann. of Bot. 1891) — A Theory of the Strobilus in Archegoniate Plants (Ann. of Bot. 1894) — The Origin of a Land Flora (1908) — ferner die kritische Zusammenfassung bei Campbell, Mosses and Ferns, I. ed. p. 513 ff., II. ed. p. 598 ff.

²⁾ Damit ist auch eine total verschiedene Einteilung der Pteridophyten in den beiden Auflagen des Handbuchs bedingt.

develop into a root penetrating the thallus into the earth, we should have a structure not very unlike a small *Ophioglossum*“¹⁾ (Ed. I, p. 515, Ed. II, p. 600). Die wesentlichste und schwierigste Frage bei dieser Ableitung ist die, wie man sich das Caulom resp. den Cormus aus dem Sporogon entstanden denken kann. Trotz der Bemühungen verschiedener Theoretiker²⁾ ist diese Frage aber keineswegs gelöst und dies ist ja der Grund, daß eine so große Anzahl von Phylogenetikern auch gegenwärtig den Standpunkt einnimmt, daß ein Anschluß der Pteridophyten an die Bryophyten nicht stattgefunden hat, sondern daß letztere nach oben blind enden.

II. Die soeben präzierte Anschauung wird von folgenden Autoren vertreten.

1. Schon 1888 äußert sich Delpino (Applic. di nuovi crit. per la classif. delle piante in Mem. Acc. Bologna 1888, p. 234, 235) ganz dezidiert

¹⁾ Nach der Meinung des Ref. dürfte die Sache nicht so einfach gewesen sein. Es ist doch kaum zu bezweifeln, daß der Suspensor des Pteridophytenembryos dem Sporogonfuße homolog ist und nicht die erste Wurzel, es wird also der Fuß sich kaum direkt zur Wurzel umgewandelt haben, sondern es scheint vielmehr, daß er als Haustorium immer mehr zurückgebildet wurde, in dem Maße, als der Sporophyt eine größere Unabhängigkeit vom Gametophyten erlangte und daß die Wurzel eine Neubildung des Sporophyten ist, ebenso wie das primäre Blatt.

²⁾ Auf die diesbezügliche Theorie von Nägeli ist oben (sub 4) verwiesen. Sehr einfach stellt sich Velenovský (l. c. p. 90) diese Vorgänge vor: Nachdem „aus der befruchteten Eizelle im Archegonium der Laubmoose das echte Blatt der Phanerogamen oder Farne sich gebildet hat“, wächst (wie bei der Entwicklung von *Ceratopteris*, die hier in Vergleich gestellt wird) dann auf dem ersten Blatte das zweite, auf diesem das dritte usw., „bis aus den Basen sämtlicher Blätter die Achse entsteht“. Diese Anschauung hängt mit der „Anaphytentheorie“ von Schultz (1843) zusammen und ist auch in ähnlicher Weise schon von Delpino vertreten worden (Teoria generale delle Fillotassi 1883, p. 174). — Auf die Grundzüge der Ansicht von Campbell ist oben bereits verwiesen, weitere Details mögen an den zitierten Stellen nachgesehen werden. — Am weitgehendsten hat sich mit der Frage der Entstehung des Sporophyten der Pteridophyten in mehreren Schriften (Zitate siehe oben) F. O. Bower beschäftigt und zu diesem Zwecke einige sehr sinnreiche Hypothesen aufgestellt. Ausführlich und im Zusammenhange findet man die Darstellung des Gegenstandes in seinem ideen- und phantasiereichen Buche: *On the Origin of a Land Flora* (1908) [vgl. besonders Kap. VII: behandelt die „Sterilisationstheorie“. Kap. XI: die „Strobilustheorie“, Kap. XVI: Zusammenfassung. Die Anwendung der Theorien auf die Phylogenie der einzelnen Gruppen ist im II. Teile des Buches enthalten; vgl. besonders das Resumé in Kap. XLVII]. Trotzdem leugnet aber Bower einen phyletischen Zusammenhang der Pteridophyten mit den Bryophyten (siehe unten sub II, 7). — Wettstein hat sich in der Frage, wie der Sporophyt der Pteridophyten aus dem Sporogon der Hepaticae entstanden sein möchte, die bislang in ihrer Behandlung ausschließlich auf mehr oder weniger wahrscheinliche Hypothesen angewiesen ist, einer bestimmten Meinungsäußerung enthalten. — Eine ausgezeichnete Darstellung der auf die Entstehung des Cauloms bezüglichen Theorien findet man in Lotsy, Vortr. üb. Stammesg. II, p. 395 ff.).

in diesem Sinne, indem er kurzweg behauptet, daß zwischen der Geschlechtsgeneration der Bryophyten und Pteridophyten keine Homologie besteht. Aus dem Moos-Sporogon kann er sich auf keine Weise die Farnpflanze entstanden denken. Es sei daher ein Irrtum beide Gruppen zu vereinigen (gemeint ist wohl die Vereinigung als Archegoniaten?). Die Pteridophyten müssen als von Ursprung isoliert und unabhängig gedacht werden.

2. Zu den entschiedenen Gegnern einer Ableitung des Sporophyten der Pteridophyten aus dem Sporogon der Moose gehört Goebel, was einigermaßen auffällt, da er die von Hofmeister aufgestellten Homologien nicht leugnet und ja selbst die Gruppe der *Archegoniatae* aufgestellt hat. Schon 1882 (in Schenck's Handb. II. p. 401) sagt er, daß die Muscineen eine Gruppe sind, „die sich nach oben nicht direkt fortsetzt, sondern blind endigt. . . . Wir müssen uns also damit begnügen zu konstatieren, daß die Kluft zwischen Moosen und Pteridophyten die tiefste ist, die wir im Pflanzenreiche kennen“. In ähnlicher Weise äußert er sich auch in späteren Schriften (z. B. Morphol. u. biol. Studien II, p. 116 in Ann. Buitenz. 1887) und in Organogr. I. Aufl. p. 398—400 kommt er zu dem gleichen Schlusse auf Grund des Vergleiches der Verschiedenheiten der Sexualorgane (Archeg. und Anther.) in beiden Gruppen¹⁾. Die Ansichten Goebel's (vgl. bes. Archegoniatenstudien in Flora 1892 u. ff.) und die von J. Sachs Physiol. Notizen in Flora 1896, p. 185, 186) über die Phylogenie der Archegoniaten stimmen im wesentlichen überein und gipfeln in folgendem: Aus gemeinsamer Urform (als einer Art von Knotenpunkt) sind sowohl die einfachsten Moose als die einfachsten Farne (also nebeneinander, nicht auseinander) entstanden und man kann annehmen, daß aus ihr auch gleichzeitig die Equiseten und Lycopodinen hervorgingen. Nach Sachs (l. c. p. 186) schließen sich dann „als Gipfelform“ der Farne die Cycadeen, als solche der Lycopodinen die Coniferen an²⁾.

3. G. Klebs (Alternation of generations in the Thallophytes in Ann. of Bot. 1898 und Über den Generationswechsel der Thallo-

¹⁾ „Mit der Gevatterschaft von *Anthoceros* zu den Pteridophyten ist es also, was die Sexualorgane anbetrifft, übel bestellt“ (l. c. p. 399). Ferner heißt es (l. c. p. 235): „Zwischen Leber- und Laubmoosen gibt es ebensowenig Übergangsformen, wie etwa zwischen Bryophyten und Pteridophyten. Nach der oben (I, p. 14) dargelegten Anschauung kann es solche auch nie gegeben haben, sie sind also nicht etwa erst ausgestorben.“

²⁾ Es ist auffallend, daß in der erwähnten geistvollen Schrift von Sachs diese und andere phylogenetische Hypothesen mit einer so verblüffenden Dezipiertheit ausgesprochen werden, als ob es sich um klar bewiesene Tatsachen handelte oder der Autor den betreffenden Entwicklungsvorgängen persönlich assistiert hätte. Wenn eine solche Methode von einem der ganz großen Meister praktiziert wird, was kann man da von unreiferen Jüngern der Wissenschaft gewärtigen?

photen in Biol. Centr. 1899) kann sich zwar die Abstammung der Bryophyten (niedere Lebermoose) von *Coleochaete* vorstellen, daraus folgt aber noch nichts für die Ableitung der Pteridophyten, welche ganz dunkel bleibt (Biol. Centr. l. c. p. 224).

4. Bonnier (Sur la comparaison des Muscinées et des Cryptogames vasculaires in Revue Gén. de Bot. 1907, p. 513—521) kommt zu dem Schlusse, daß trotz der Homologien, die zwischen beiden bestehen, keine phylogenetischen Beziehungen zwischen ihnen vorhanden sind. Die Sporenmutterzellen entstehen bei den Bryophyten im Inneren, bei den Pteridophyten und Phanerogamen nahezu oberflächlich. Auch löst sich bei letzteren der Sporophyt bald vom Prothallium, während er bei den Bryophyten während des ganzen Lebens mit dem Gametophyten verbunden bleibt. „Les Muscinées constituent un group très spécial du règne végétale“ (l. c. p. 521). — Man sieht, daß die Beweisführung Bonnier's nicht sehr schlagend ist.

5. Hauptsächlich gestützt auf die phytopaläontologischen Befunde, wonach Pteridophyten schon in viel älteren Schichten auftreten als Bryophyten, kommt H. Potonié (Zur Stammesgeschichte des Farnprothalliums in Naturw. Wochenschrift 1907, p. 161 ff.) zu dem Schlusse, „daß wir die Moose demnach als Zwischenstadium zwischen Algen und Farn — um uns die Phylogenese der letzteren zu erklären — nicht benutzen dürfen“ (l. c. p. 167). — Es bedarf keines Hinweises, daß die Voraussetzung Potonié's keineswegs zwingend ist¹⁾.

6. Den Ansichten von Goebel und Potonié schließt sich H. Schenck an (Über die Phylogenie der Archegoniaten und der Characeen in Engler's Jahrb. 1909, p. 1—37).

7. F. O. Bower hat sehr ausführliche und geistreiche Theorien über die Phylogenese des Sporogons der Moose und des Sporophyten der Farne (Sterilisationstheorie, Strobilustheorie usw.) aufgestellt, kommt aber dennoch in seinen früheren Schriften (Zitate siehe oben) und in seinem Buche: On the Origin of a Land Flora 1908²⁾ zu dem Schlusse, daß direkte phylogenetische Beziehungen zwischen beiden Gruppen nicht bestehen: „Both Mosses and Liverworts may with probability be held to be blind branches of descent, which illustrate nevertheless phyletic progressions that illuminate

¹⁾ Potonié stellt daselbst auch eine Hypothese auf, welche die phylogenetische Entstehung des Farnsporophyten erklären soll. Nach dieser „Übergipfelungshypothese“ ist er aus Thallusstücken dadurch hervorgegangen, daß diese durch Gabeläste übergipfelt wurden, die sich ihrerseits zu den ersten Blättern entwickelten (l. c. p. 168). Sehr überzeugend ist diese Hypothese eben nicht.

²⁾ Dieses geistvolle Buch, welches mit einer erstannlichen Kenntnis der einschlägigen Literatur verfaßt ist, ist in vieler Hinsicht äußerst anregend und interessant, obwohl es zumeist nur phantasievolle Hypothesen behandelt, deren Realität sich kaum je durch Tatsachen erweisen lassen dürfte.

the origin of sterile tissues from those potentiellly fertile, and the establishment of a self-nourishing system in the sporophyte. With these few words the Algae and Bryophyte may be dismissed as a side issue“ (l. c. p. 709).

8. J. P. Lotsy (Vortr. üb. Botan. Stammesg. II. 1909) findet das Argument von Potonié, daß sich in älteren geologischen Schriften wohl Farne, aber keine Moose finden, nicht beweisend, da dieser Umstand auch andere Erklärung zuläßt (l. c. p. 3). Wenn man die *Haploidales* (Bryoph.) von den *Diploidales* (Pteridoph.) ableiten wollte, so würde man auf die Schwierigkeit stoßen, daß sich die bei letzteren stark reduzierte x-Generation bei ersteren wieder entwickelt habe. Alles in allem glaubt der Autor denn auch, „daß wir keinen Grund haben Haploidales und Diploidales voneinander abzuleiten. Es kommt mir viel wahrscheinlicher vor, daß sie unabhängig aus den *Isokonten* entstanden sind“¹⁾ (l. c. p. 3). Eine tatsächliche Begründung dieser Ansicht ist hier nicht erbracht.

9. Gewisse schwer erklärliche Erscheinungen im Auftreten der Pflanzenformen in den geologischen Epochen, z. B. das Fehlen von Zwischenformen, von denen vermutlich Reste vorhanden sein müßten usw. haben Arthur Meyer veranlaßt, seine phantasievolle Hypothese der „Vorvegetation“ aufzustellen (vgl.: Die Vorvegetation der Pteridophyten, der Gymnospermen, Angiospermen und Bryophyten. Eine Hypothese. In Ber. deut. Bot. Ges. 1910, p. 303 ff.). Die Vorvegetation bestand zumeist aus sehr kleinen Pflänzchen von der Beschaffenheit eines Prothalliums, die sich fossil kaum erhalten konnten. Die Bryophyten sind nicht die Vorfahren der Pteridophyten, sondern beide sind getrennt aus Zweigen der „Vorvegetation“ hervorgegangen. Wie durch die Mutation aus dem Synarch²⁾ der Vorvegetation (p. 306) der Sporophyt der Pteridophyten entstanden sein könnte, darüber teilt der Autor seine Vermutungen (p. 317) mit. — Besonders rühmend muß hervorgehoben werden, daß der Autor selbst seine phantasievollen Meinungen ausdrücklich als „Hypothese“ bezeichnet; so viel Selbstkritik ist sonst bei modernen Phylogenetikern nicht häufig anzutreffen, welche ihre in der Luft hängenden Spekulationen oft mit einer selbstbewußten Bestimmtheit behaupten, als ob es sich um Axiome handelte, die eines Beweises nicht bedürfen (man vgl. z. B. die auf unseren Gegenstand bezüglichen Hypothesen von H. Hallier am Schlusse des nächsten Abschnittes).

¹⁾ Dies stimmt nicht überein mit dem l. c. p. 407 gegebenen Stammbaume, wo aus den Isokonten nur die *Bryophyta* und *Lycopodiaceae* (sensu Lignier) hergeleitet werden, während die übrigen (polyciliaten) Diploidalen von den Stephanokonten abgeleitet erscheinen.

²⁾ Über den von A. Meyer herrührenden Begriff „Synarch“ siehe Bot. Zeit. 1902, p. 152.

10. Im Gegensatz zu Campbell leitet zwar Cavers (The Interrelationships of the Bryoph. 1911) die Laubmoose (durch Vermittlung der *Sphagnales*) von den *Anthocerotales* ab, nicht aber die Pteridophyten. „In the writer's opinion, the significance of these characters of the Anthocerotales has been much exaggerated, and upon them has been based a certain amount of very doubtful speculation regarding the relationships of the Archegoniatae and the origin of the Pteridophyta“ (l. c. p. 148).

11. W. Benecke (Morph. und Entw. d. Pflanzen in Kultur d. Gegenw. III. Abt. IV. 1. 1913, p. 250). „Die Farnkräuter zeigen beachtenswerte, gemeinsame Züge mit den Moosen; gleichwohl scheitert der naheliegende Versuch, Moose direkt als Stammväter jener zu betrachten, zumal an der heterogenen Ausbildung der Sporengeneration bei beiden. Vielmehr nimmt man an, daß Moose und Farne aus einer gemeinsamen Wurzel sich nach verschiedenen Seiten entwickelt haben mögen, ein kurzer Seitenast endet bei den Moosen, ein längerer führt über die Farne zu den höchst organisierten Pflanzen.“

VI. Die Abstammung der Bryophyten von Thallophyten.

Während bezüglich des direkten Zusammenhanges der Pteridophyten mit den Bryophyten die Meinungen so ziemlich in zwei gleiche Lager geteilt sind, so herrschte bis vor kurzer Zeit über die in Rede stehende Frage fast völlige Einmütigkeit im allgemein bejahenden Sinne, nur über die Gruppe oder Form unter den autotrophen Thallophyten (Algen), von denen die Reihe der Bryophyten ausgegangen sein mag, herrscht eine Meinungsverschiedenheit: I. Die älteste und bis zur Gegenwart hin und wieder auftauchende Meinung ist die, daß der Ausgangspunkt in *Coleochaete* zu erblicken sei, II. in irgendeiner (nicht weiter definierten und ausgestorbenen) Form der Grünalgen, III. in den Phaeophyten. — Mehrfach ist auf gewisse Ähnlichkeiten der Bryophyten und Characeen hingewiesen worden (Schenk, Velenovský usw.), jedoch ist ein engerer phylogenetischer Zusammenhang beider Gruppen nie behauptet worden. — Demgegenüber stehen IV. die Ansichten einiger Forscher, wonach die Bryophyten überhaupt nicht von irgendwelchen Thallophyten abzuleiten seien.

Da, wie früher gezeigt wurde, fast alle Systematiker (ob mit Recht?) die Hepaticae für die ursprünglichere Reihe der Bryophyten halten, so bedarf es keiner Erwähnung, daß sie den Anschluß nach unten bei den primitivsten Lebermoosen suchen und einen solchen durch die Laubmoose für ausgeschlossen halten.

I. I. N. Pringsheim (Die *Coleochaeten*. In Jahrb. f. wiss. Bot. II. 1860) war der erste, der zwischen der Frucht von *Coleochaete* und dem Sporogon der Moose Homologien zu finden glaubte und sie daher

als Ausgangspunkt für die Bryophyten erklärte. Die Eizelle (Gonosphaere) von *Col.* und der Moose seien homolog, demzufolge auch der innere Gewebskörper der Coleochaete-Frucht und das Moossporogon¹⁾. Er nimmt also einen Generationswechsel auch bei *Coleochaete* an²⁾. Auf die (allerdings nur äußerliche) Ähnlichkeit des Oogons von *Coleochaete* und des Archegoniums der Moose, welche von späteren Autoren gewiß mit Unrecht so stark betont wurde, hat Pringsheim ebenfalls schon hingewiesen (l. c. p. 27). „Wenn daher die Fruchtbildung der Coleochaeten auch nicht als Grund angesehen werden kann, diese Familie von den Algen zu trennen und mit den Moosen zu verbinden, so bezeichnet sie doch genügend ihre Stellung an der Berührungsgrenze der Algen und Moose“ (p. 28).

2. Leitgeb registriert (Unters. Bd. VI, p. 61) die Ansichten Pringsheim's, ohne aber dazu Stellung zu nehmen³⁾.

3. Sehr entschieden für die Coleochaete-Hypothese tritt Čelakovský ein (Üb. d. dreifachen Generationswechsel im Pflanzenreiche.

¹⁾ Es sei gleich hier erwähnt, daß sich die Unrichtigkeit der Coleochaete-Hypothese durch die cytologischen Untersuchungen von C. E. Allen (Die Keimung der Zygote bei *Coleochaete* in Ber. deut. bot. Ges. 1905, p. 285 ff.) herausgestellt hat. Außer der Zygote selbst zeigt *Col.* keine diploide Generation, also keine, die als Sporophyt bezeichnet werden kann. „Die Annahme einer Homologie zwischen dem Sporophyt der Archegoniaten und der aus der wiederholten Teilung der Coleochaete-Zygote entstehenden Sporenmasse ist also unhaltbar“ (l. c. p. 290). — Vgl. auch Bower, Orig. of a Land Flora p. 73, Goebel, Organogr. II. Aufl., p. 544.

²⁾ Man vgl. ferner: Pringsheim, Über Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten (Jahrb. f. wiss. Bot. 1878, p. 1—46; vorläufig Mitteil. darüber in Monatsb. d. Berliner Akad. 10. Juli 1876). — Auf diesen Gegenstand und den homologen und antithetischen Generationswechsel kann hier nicht näher eingegangen werden; einige Literaturnachweise, wo man weitere einschlägige Arbeiten zitiert findet, mögen aber hier erbracht werden: Čelakovský, Üb. die verschied. Formen und die Bedeutung des Generationsw. der Pflanzen (Sitzb. d. kön. böhm. Ges. d. Wiss. 6. März 1874 — Gutes Referat darüber in Just, Jahr. 1874, p. 921). — Sachs, Lehrb. d. Bot., IV. Aufl., p. 229—234. — Bower, On the antithetic as distinct from homologous alternation of generations in plants (Ann. of Bot. 1889—91, p. 347). — Bower, On the Origin of a Land Flora, p. 73—80. — A. G. Tansley, Prof. Bower on the Theory of antithetic Alternation of Generations (New Phytologist 1908, p. 117 ff.). — Campbell, Antithetic versus homologous alternations (The Americ. Naturalist 1903, p. 153 und Mosses and Ferns, 1905, p. 567. — Oltmanns, Morph. u. Biol. d. Algen II, 1905, p. 269—275 (daselbst auch Literatur). — „Altern. of Generations“ Diskussion in der Linn. Soc. (New Phytologist 1909, p. 104 ff.). — H. W. Lang, A Theory of Alternation of Gener. in Archegoniate Plants based upon the Ontogeny (New Phytologist 1909, p. 1 ff.). — V. H. Blackman, Alternation of gener. and Ontogeny (New Phytol. 1909, p. 207—218).

³⁾ „Es ist kein Zweifel, daß, wenn wir einmal das Gebiet der exakten Forschung verlassen und dieselbe durch hypothetische Annahmen ergänzen wollen, der willkürlichen Konstruktion von Formen kaum mehr eine Grenze gezogen werden kann und daß dann die Aufstellung von Deszendenzreihen immer mehr zu einem Phantasiespiele ausartet“ (Leitgeb l. c. p. 59).

In Sitzb. d. kön. böhm. Ges. d. Wiss. 1877, p. 151); nach seiner Ansicht ist von dem Sporen erzeugenden Inhalte der *Coleochaete*-Frucht nur ein Schritt zu dem Sporogon von *Riccia*.

4. Reserviert äußert sich G. Klebs (Alternation of generations in the Thallophytes. In Ann. of Bot. 1898, p. 570ff. und: Über den Generationswechsel der Thallophyten. In Biol. Centr. 1899, p. 209). Als Anknüpfungspunkt für die Bryophyten kommt nur *Coleochaete* in Betracht, obwohl die Homologie keine vollkommene ist. — „Man kann mit einiger Phantasie sich vorstellen, daß es *Coleochaete*-ähnliche Verfahren der Moose gegeben hat, bei denen aus der Zellscheibe der Oosporen besondere ungeschlechtliche Zoosporen auf dem Wege der Vierteilung entstanden, daß dann diese Zoosporen bei höheren Formen zu bestimmt gebauten unbeweglichen Sporen wurden. Mit Hilfe solcher Vorstellungen erscheint der Übergang zu den einfachen Lebermoosen, z. B. *Riccia*, nicht mehr so groß, und ausgehend von dieser Form, kann man die anderen Reihen der Bryophyten phylogenetisch ableiten.“

5. Nach Oltmanns, Morphol. und Biol. der Algen darf die *Coleochaete*-Frucht „den Anspruch erheben, als besondere Generation, als Sporophyt respektiert zu werden, der trotz abweichender Gestalt demjenigen der Riccien und weiterhin dem der Archegoniaten¹⁾ an die Seite gestellt werden muß“ (l. c. p. 270). Daraus wird allerdings nicht der Schluß gezogen, daß die Riccien von *Coleochaete* abstammen.

6. Velenovský (Vergl. Morphol. I, 1905, p. 95) stellt sich vor, wenn von dem Sporogon von *Riccia* auch noch die einschichtige Wand verschwinden würde, so hätten wir dieselbe Frucht, wie bei *Coleochaete*. „Der Übergang zu den Thallophyten ist also hier ganz evident“ (!). In demselben schülerhaft seichten Tone geht es dann (p. 96) weiter: „Interessant ist es, daß die Prothallien der Farne auffallend an die Lager der Riccien erinnern(!), so daß der Gedanke nicht weit abliegt, daß die ersten terrestren Thallophyten in den ältesten geologischen Zeiten, aus denen sich dann die parallelen Reihen der Leber- und Laubmoose entwickelt haben, die Gestalt der Riccien gehabt haben möchten. Viele von diesen riccienartigen Thallophyten verharreten auf diesem alten Stadium und zeigen sich uns jetzt als Gattungen der Ricciaceen“ (!). — Dem Autor dieser Gedankengänge mag zugestanden werden, daß er ein sehr tüchtiger Morphologe ist, ein geistreicher Phylogenetiker ist er, nach diesen Proben zu schließen, gewiß nicht.

¹⁾ Die Ausdrucksweise ist nicht ganz korrekt, da doch die Riccien auch zu den Archegoniaten gehören! — Bei dieser Gelegenheit möge auf eine interessante Anschauung von Oltmanns (l. c. p. 271, 272) hingewiesen werden, wonach die Zoosporen von *Vaucheria*, *Hydrodictyaceen*, *Oedogoniaceen* und *Coleochaeten* den Brutkörpern von *Marchantia*, *Lunularia* usw. entsprechen.

7. Weiter als alle anderen geht J. Sachs (Physiolog. Notizen, in Flora 1896), indem er nicht nur die Bryophyten von den Coleochaeten ableitet, sondern diese als unterstes Formenglied dem Archetypus der Archegoniaten einreihet. „Ohne deutliche Übergangsformen, durch eine phylogenetische Lücke getrennt, schließen sich die Moose und Gefäßkryptogamen als die eigentlich typischen Archegoniaten an“ (l. c. p. 185). Diese Auffassung mag auf den ersten Blick befremdlich und übertrieben erscheinen; sie ist aber vom Standpunkte der polyphyletischen Entwicklung des Pflanzenreiches, die Sachs vertritt, konsequent und notwendig. Sachs definiert seinen Begriff „Archetypus“ (= „Stamm“ nach Wettstein, „Abteilungen“ nach Engler) l. c. p. 186 wie folgt: „Alle diesem Archetypus angehörenden Formen sind untereinander mehr oder weniger in den verschiedensten Abstufungen und Richtungen verwandt und keine dieser Formen ist mit irgendeiner Gattung oder Familie eines anderen Archetypus verwandt“. Wenn also Sachs der Überzeugung war, daß *Coleochaete* der Ausgangspunkt der Archegoniaten ist, so mußte er sie dahin stellen, weil diese sonst als „Archetypus“ unhaltbar wären.

II. Die Coleochaete-Theorie hat schon früh Widerspruch erfahren und neigten manche Autoren zu der vorsichtigeren Annahme, daß die Bryophyten von irgendeiner (nicht näher definierten) Algenform herzuleiten seien; daß man dabei „Grünalgen“ im Auge hatte ist ja klar.

1. Goebel erscheint (in Schenk, Handb. II, 1882, p. 400) die Beziehungen der Bryophyten zu *Coleochaete* noch möglich, obwohl er auf die Ähnlichkeit der Oogonien der letzteren und den Archegonien mit Recht keinen Wert legt. Ganz entschieden wendet er sich schon hier gegen Pringsheim's Ansichten über den Generationswechsel der Thalloyphyten (siehe oben sub I). Später nimmt Goebel einen direkt gegnerischen Standpunkt ein. In: Morphol. u. biolog. Studien Ann. Buitenz. Vol. VII. 1887) heißt es (p. 115): „Als Ausgangspunkt für die Bryophyten und Pteridophyten¹⁾ können wir demnach algenähnliche, aus verzweigten Fäden bestehende Gebilde betrachten, deren weibliche Geschlechtsorgane durch Befruchtung die ungeschlechtliche Generation hervorbrachten“²⁾. — In der I. Aufl. der Organogr. 1898

¹⁾ Letztere leitet Goebel nicht von ersteren ab (vgl. oben).

²⁾ Der allgemeine Ausdruck „Gebilde“ läßt uns allerdings im Unklaren, ob der Autor darunter Thalloyphyten denkt oder Organismen etwa wie die „Vorvegetation“ von Arth. Meyer; jedenfalls hat die Vorstellung Goebel's viel Ähnlichkeit mit den „Archegoniate Algae“, von denen Tansley (1908) und Cavers (1911) die Bryophyten ableiten. — Es möge hier gleichzeitig auf eine bemerkenswerte Idee Goebel's (l. c. p. 115, nota) aufmerksam gemacht werden, wonach ursprünglich

(p. 15) bekämpft er die Auffassung von Sachs, daß *Coleochaete* zum Architypus der Archegoniaten gehöre; es handelt sich hier lediglich nur um einen Vergleich. In der II. Aufl. der Organ. steht er auf dem extremen Standpunkte: „Alle Versuche, die Bryophyten an die Thallophyten nach unten oder die Pteridophyten nach oben anzuknüpfen, sind über Vermutungen nicht hinausgekommen (l. c. p. 519); und weiter unten (p. 544): „Wir kennen keine Alge, deren Verwandtschaft mit den Bryophyten sich auch nur wahrscheinlich machen läßt“¹⁾.

2. Ablehnend gegen die *Coleochaete*-Hypothese äußert sich auch schon Nägeli, Mech. phys. Theorie der Abstammungslehre 1884. Die Analogien zwischen *Coleochaete* und den Lebermoosen sind nur scheinbar. Die Ahnensippe „mußte wohl aus einer Conferooide entstehen, die einen Generationswechsel wie *Ulothrix* hatte und deren Zygosporien mehrere Schwärmsporien erzeugten“ (p. 474). Eine bestimmte Alge kann in die Ahnenreihe der Lebermoose nicht eingesetzt werden (p. 479).

3. B. M. Davis, The origin of the Archegonium (Annals of Bot. 1903) p. 477 homologisiert zuerst die Antheridien und Archegonien mit den Gametangien der Phaeophyten, die Homologie der Sexualorgane gebe aber noch keinen Beweis für den phylogenetischen Zusammenhang. Er sucht vielmehr die Urform der Bryophyten in einer ausgestorbenen Chlorophyceen mit pluriloculären Sporangien. Ebenso äußert sich G. M. Holferty, The Archegonium of *Mnium cuspidatum* (Bot. Gaz. 1904, I. p. 106 ff.).

Miss F. Lyon, The evolution of the Sex Organs of Plants (Bot. Gaz. 1904, I. p. 280 ff.) hat eine übereinstimmende Anschauung. Die Schwierigkeit der Ableitung der Archegoniaten von Chlorophyceen besteht darin, daß die Sexualorgane (Antheridien und Archegonien) der ersteren mehrzellig sind, bei letzteren aber einzellig. Wenn man die Phaeophyten von Chlorophyceen ableiten kann, so werden wahrscheinlich die Vorfahren der Phaeophyten vielzellige Sporangien gehabt haben und von diesen grünen Vorfahren werden dann wahrscheinlich auch die Archegoniaten abzuleiten sein (l. c. p. 192). Miss Lyon denkt sich also Phaeophyten und Archegoniaten als zwei parallele Reihen von gleichem Ursprung.

4. Campbell (Mosses and Ferns I. ed. 1895, p. 508; II. 1905, p. 592) faßt seine etwas gewundene Ansicht über die Abstammung der Bryophyten in folgendem Satze zusammen: „It is pretty generally(?)

dem Farnprothallium das Moosprotonema homolog ist (nicht der ganze Gametophyt), während die Moospflanze aus einem Anhängsel des Protonemas sich entwickelt hat, also eine sekundäre Bildung ist.

¹⁾ Diese letzten Anschauungen Goebel's hätten eigentlich im Abschnitt IV verzeichnet werden sollen.

conceded that the origin of the whole archegoniate series is to be sought somewhere among the green Algae, and that on the whole *Coleochaete* is, perhaps, the form which is nearest to the simplest Muscineae“. Er zieht aber daraus keineswegs den Schluß, daß *Coleochaete* die Stammform der Bryophyten sei: „At best, the connection between any known Alga and the Muscineae is a very remote one“.

5. F. O. Bower (Studies in the morphology of spore producing members. In Ann. of Bot. 1903, p. 618. — On the Origin of a Land Flora 1908) versucht durch seine „Sterilisations-Hypothese“ den Weg klar zu machen, auf dem aus der Zygote der Algen das Sporogon und der Sporophyt der Pteridophyten hervorgegangen sein könnte: Die ungeteilte Zygote erfährt eine „Amplifikation“ dadurch, daß ihre Produkte mehrfache Zellteilung erfahren, von diesen potentiell fertilen Zellen werden eine Anzahl steril und bilden vegetatives Gewebe (Sporogonwand bei *Riccia*, *Columella* usw.). Im sporogenen Gewebe tritt die für alle höheren Pflanzen charakteristische Tetradenteilung auf und die damit im Zusammenhang stehende Reduktionsteilung der Chromosomen. Die Sterilisation schreitet immer mehr fort und führt zu den höher entwickelten Sporogonen, die Sporophylle sind endlich korrelativ entstandene Auswüchse des Sporogons. Bower (Land Flora p. 658) weist selbst darauf hin, daß es keinen Stamm („phylum“) gibt, in dem wir alle diese Stufen „ab initio“ realisiert sehen. Er kommt dann zu dem Resultate: „It has already been seen that no definite Algae form now living can be held to have a direct progenitor of any known Archegoniate type. Certain Algae suggest in their post-sexual phase how the initiation of a sporophyte may have occurred, but there is no sufficient reason to hold them as being in the actual line of descent of Archegoniate forms“ (l. c. p. 709).

6. Seinen Standpunkt über die Abstammung der *Zoidogamia* und der *Archegoniatae* überhaupt spricht Lotsy in Votr. üb. Stammesg. II. 1908, p. 2 aus: Obwohl uns die Ahnen derselben gänzlich unbekannt sind, „darf doch wohl angenommen werden, daß sie in den *Isokonten* wurzeln“. Aus diesen sind unabhängig von einander die *Haplodiales* (*Bryophyta*) und *Diploidiales* (*Pteridophyten*) hervorgegangen¹⁾. Die Möglichkeit des Anschlusses (der Anthoceroteen) an *Coleochaete* wird wegen der Verschiedenheit der Geschlechtsorgane in Abrede gestellt (l. c. p. 74).

7. An dieser Stelle mögen die Hypothesen des grotesk-phantastischen Phylogenetikers Hans Hallier eine Erwähnung finden,

¹⁾ In etwas bestimmterer Weise werden in dem Stammbaume (l. c. p. 407) die Bryophyten (und *Lycopodineae*) von den *Ulotrichales* abgeleitet. Nicht ganz in Übereinstimmung mit der l. c. p. 2 vertretenen Auffassung werden hier die Polyciliaten als von den Stephanokonten abstammend gedacht.

die er in seiner Schrift: Beiträge zur Morphogenie der Sporophylle und des Trophophylls in Bez. zur Phylogenie der Kormophyten (3. Beih. z. Jahrb. der Hamburg. Wissensch. Anstalten, Bd. XIX. 1901, p. 1—110) vorgetragen hat ¹⁾.

„Die Sporengeneration der Archegoniaten ist der Geschlechts-generation gleichwertig und durch Verkümmern der Geschlechtsorgane aus einer Geschlechtsgeneration hervorgegangen. Die Archegoniaten stammen also ab von Lebermoosen oder Algen, deren Geschlechts- und Sporengeneration noch vegetativ gleichartig waren ²⁾ und beide noch einen dichotomen Thallus besaßen. Während aber bei den Farnen der Sporophyt sich fortschreitend entwickelte, verkümmerte er im Gegenteil bei den Moosen zu einem unselbständigen, fast nur noch aus einem einzigen Fortpflanzungsorgan bestehenden Parasiten, in ähnlicher Weise, wie das Prothallium bei den heterosporen Lycopodialen und den Phanerogamen“ (l. c. p. 104).

Die Blätter von Hymenophyllaceen und gewisser Lebermoose ³⁾ seien ähnlich und er schließt daher, daß dies auch mit als der Ausdruck einer nahen Verwandtschaft beider Pflanzengruppen zu deuten sei. Der Einwand, daß diese Organe verschiedenen Generationen angehören (also nicht homolog sind) sei unbegründet und werde nur von denen erhoben, welche nicht ernsthaft über die Art und Weise nachgedacht haben, wie der Generationswechsel der Archegoniaten entstanden sei“ (l. c. p. 60), folgt dann die höchst absonderliche Theorie, wie sich der Autor die Entstehung des Generationswechsels vorstellt, deren Grundzüge schon oben angedeutet sind. In der Conclusio wird dann das Resultat nochmals dahin zusammengefaßt, „daß sich unsere heutigen Moose und Farne von marchantiaceenartigen Moosen oder Algen ableiten, deren geschlechtliche und ungeschlechtliche Generation noch einen gleichartigen Vegetationskörper, einen dichotom verzweigten Thallus, besaßen“. Damit stimmt aber hinwiederum nicht

¹⁾ Diese Schrift ist immerhin interessant als typisches Beispiel, daß sich mit einer hypertrophischen Phantasie phylogenetische Kartenhäuser von wolkenkratzerartigen Dimensionen errichten lassen. Die krausen phylogenetischen Spekulationen Hallier's arbeiten fast durchwegs mit „Ähnlichkeiten“, aber trotz der sprachlichen Verwandtschaft dieses Wortes mit „Ahnen“ berechtigen solche doch bekanntlich noch nicht zu phylogenetischen Schlüssen.

²⁾ Dies geht auf eine Hypothese von Pringsheim zurück (der Ref.). — Über die Art und Weise, wie der „vegetativ gleichartige“ Sporophyt auf den Gametophyten gelangt sei, ob sie ursprünglich getrennt gelebt haben und der Sporophyt sich dann auf dem Gametophyten angesiedelt hat, oder ob ursprünglich zwar „vegetativ gleichartige“ Pflanzen eine auf der anderen wuchern, darüber äußert sich der Autor nicht!

³⁾ Auf p. 61 ist wieder die Rede von der „auffälligen Ähnlichkeit“ des Hymenophyllaceenblattes mit dem *Riccia*-Thallus (!) und vieler Pteridophytenprothallien mit dem Thallus der Marchantiaceen (!) und der Landform des Vorkeimes von *Sphagnum*.

ganz der unvermeidliche Stammbaum (l. c. p. 106), wo die „Confervalen“ (also eine bestimmte Gruppe der Algen) als Ausgangspunkt bezeichnet sind, von denen eine direkte Linie zu den „Filicalen“ aufsteigt, von der sich nach und nach rechts und links willkürlich Gruppen der Phaeophyten, dann die Characeen und endlich die Bryophyten abzweigt haben. Trotzdem nun hier ausdrücklich die Gruppen der Phaeophyten von der direkten Entwicklungslinie: Confervalen—Filicalen abgezweigt werden, sucht der Autor l. c. p. 70, 71 hinwiederum die Ahnen der Archegoniaten (und Characeen) unter den Phaeophyten. Was nach alledem schließlich Hallier selbst als die Ahnen der Kormophyten auffaßt, ob es Confervalen oder Phaeophyten oder Marchantiaceen oder etwas anderes sein soll, darüber wird man nicht ganz aufgeklärt — ist auch ziemlich gleichgültig, da solchen krausen Spekulationen irgendeine Bedeutung für die Wissenschaft nicht zugesprochen werden kann.

III. Die Abstammung der Bryophyten (resp. der Archegoniaten) von Phaeophyten ist nur von wenigen Phylogenetikern vertreten worden. Andeutungen von Beziehungen beider Gruppen finden sich zuerst in den Schriften von B. M. Davis (1903), G. M. Hoferty und Miss F. Lyon (1904), die von dem Vergleich der Sexualorgane ausgehen (siehe oben II. 3), aber nicht die Archegoniaten direkt von Phaeophyten herleiten, sondern beide von hypothetischen Grünalgen mit plurilokulären Sporangien.

1. Heinr. Schenck, Über die Phylogenie der Archegoniaten und Characeen (Engler's Jahrb. 1909, p. 1—37)¹⁾ sieht die Notwendigkeit einer solchen Annahme nicht ein; man müsse versuchen, auf Grund der Tatsachen mit möglichst wenig Hypothesen auszukommen und den viel einfacheren Weg, der von den Braunalgen direkt zu den Moosen und Farnen führt, zu begehen (l. c. p. 7, Nota 1). Schenck stützt seine Ansicht besonders auf folgende Punkte: a) *Dictyota* zeigt dieselbe Form des Generationswechsels, nur sind hier die beiden Generationen vegetativ gleichartig (nicht heteromorph, wie bei den Moosen), b) die Antheridien und Archegonien der Moose sind homolog den plurilokulären Sporangien der Phaeophyten, c) die Sporenmutterzellen der Bryophyten finden ihr Homologon in den Tetrasporangien von *Dictyota*²⁾, d) der Vergleich der Vegetationsorgane gibt weitere Anknüpfungspunkte.

Schenck wendet sich auch gegen die *Coleochaete*-Theorie (p. 3)

¹⁾ Erster Hinweis darauf schon 1908 im Bonner Lehrbuch der Bot., 9. Aufl., p. 356.

²⁾ Schon Strasburger und Oltmanns haben dieser Ansicht widersprochen; Ref. glaubt, daß man mit demselben Rechte auch die Tetrasporangien der Rhodophyten als homolog den Sporenmutterzellen der Moose auffassen müßte.

und gegen die Beziehungen der Archegoniaten zu Rhodophyten oder Characeen ¹⁾.

2. Argumente für die Ableitung des Archegoniums der Bryophyten aus einem Organ, ähnlich dem plurilokulären Sporangium der Phaeophyten, haben beigebracht aus dem Studium von Abnormitäten in den Sexualorganen von *Corsinia*: K. Meyer (Zur Frage von der Homologie der Geschlechtsorgane und der Phylogenie des Archegoniums; in Biol. Zeitschr. Moskau II. 1912, p. 177—187) und anderer Bryophyten: Kurssanow (Eine Notiz zur Frage über die Phylogenie des Archegoniums; in Bull. Soc. Natur. de Moscou 1909, p. 39—43).

3. Hier mögen noch die seltsamen phylogenetischen Ideen von H. Potonié (Zur Stammesgeschichte des Farnprothalliums, in Naturwiss. Wochenschr. 1907, p. 161 ff.) Erwähnung finden, obzwar sie vielleicht besser an anderer Stelle hätten erörtert werden können. Potonié leitet die Farne von Fucaceen ab. Das Farnprothallium sei homolog den Gametosomen (fertilen Zweigenden) von *Fucus*, die Farnpflanze (Sporophyt) dem sterilen Teile der Fucuspflanze. Es habe keine Schwierigkeiten (??) „aus Gametosomen durch Einschaltung von Sporen getrennt lebende Gametophyten entstehend zu denken“ (l. c. p. 170). Die Herleitung der Moose von Chlorophyceen ist nach Potonié nicht sicher, möglich ist auch eine Herleitung von dem Farnprothallium (l. c. p. 167, 173) ¹⁾.

IV. Die Anschauung, daß die Bryophyten (resp. die Archegoniaten) überhaupt nicht von Thallophyten abzuleiten seien, vertreten selbstverständlich solche Botaniker wie K. Müller (Die Leberm. Deut. I. p. 4) und F. Quelle (Göttingens Moosvegetation. Inaug.-Diss. 1902, p. 17 ff.), G. Bonnier (Sur la comparaison des Muscinées et des Crypt. vascul.; in Revue Gén. de Bot. 1907, p. 521), welche die Bryophyten als eine ganz isolierte Gruppe oder „ein Pflanzenreich für sich“ betrachten. Daß auch Goebel in letzter Zeit bedingungslos dieser Ansicht ist, darauf wurde früher bereits hingewiesen (Organog. II. Aufl., p. 519).

Von früheren Autoren dürfte Delpino (Applicazione di nuovi criterii per la classif. delle piante; in Mem. Acc. Bologna 1888) dieser Auffassung sein, obwohl dies nicht ganz klar ausgesprochen ist. Er spricht (l. c. p. 234, 235) nur von den Pteridophyten, die als ursprünglich isoliert und unabhängig gedacht werden müssen. Es

¹⁾ Die Characeen weisen nach Schenck viel nähere Beziehungen zu Braunalgen, als zu Grünalgen auf und reihen sich im System an erstere als eigener Stamm der Thallophyten an (l. c. p. 37).

²⁾ Dabei ist daran zu erinnern (siehe oben), daß Potonié eine Abstammung der Pteridophyten von Bryophyten leugnet auf Grund des von ihm angenommenen viel höheren Alters der letzteren.

ist zwar eine Ähnlichkeit zwischen dem Prothallium und gewissen Algen vorhanden, aber jede andere morphologische Beziehung fehlt.

In neuerer Zeit steht auf einem ähnlichen Standpunkte P. Claussen (Referat über Schenck in Zeitschr. f. indukt. Abstamm. u. Vererbungslehre 1909); er „glaubt, daß es ein vergebliches Bemühen sein wird, die Archegoniaten, die ja selber sich aus isolierten Gruppen zusammensetzen, irgendwo abzuleiten“ (l. c. p. 400).

Alle genannten Autoren haben sich (z. T. auch in recht unbestimmter Form) nur im negativen Sinne dahin geäußert, daß ein direkter Zusammenhang der Thallophyten und Archegoniaten nicht bestehe; eine positive Antwort auf die Frage nach den Ahnen der Archegoniaten strebte Arthur Meyer an mit seiner Hypothese der „Vorvegetation“ (A. Meyer. Die Vorvegetation der Pteridophyten, der Gymnospermen, Angiospermen und Bryophyten; in Ber. Deut. bot. Ges. 1910, p. 303 ff.), von welcher schon oben (p. 504 sub 9) die Rede war. Es sei hierzu nur noch ergänzend nachgetragen, daß A. Meyer (l. c. p. 309) der Überzeugung ist, daß die Bryophyten, ebenso wie die Pteridophyten, aus Ästen der „Vorvegetation“ hervorgingen. Die Laubmoose (die etwa in der Trias entstanden sind), stimmen in ihren Protonemen mit den jungen fadenförmigen Prothallien gewisser Farne, z. B. *Trichomanes*, morphologisch wesentlich überein und „verraten uns den ungefähren Bau des vegetativen Teiles des Zweiges der Vorvegetation, welcher zu den Laubmoosen wurde“. — „Die Lebermoose geben uns anscheinend kaum noch eine Andeutung über ihre Vorvegetation“ (l. c. p. 309), möglicherweise hatte diese letztere bereits einen flächenförmigen Thallus.

Mit der „Vorvegetation“ von Arth. Meyer scheint eine nahe Sinnverwandtschaft die Ansicht von A. G. Tansley (Lectures on the Evolution of the Filicinean Vascular System 1908) und von Frank Cavers (The Interrelationships of the Bryophyta 1911) zu haben, welche die Bryophyten und Pteridophyten von „Archegoniate Algae“ herleiten¹⁾. Cavers denkt sich aus letzteren hervorgehend die „Protobryophyta“ und „Protopteridophyta“, aus ersteren Lotsy's „Sphaero-Riccia“ und aus dieser die Reihen der *Marchantiales* und *Jungermanniales*, von welch letzterer alle übrigen Gruppen der Bryophyten ihren Ausgang nehmen (vgl. l. c. Stammbaum p. 194 und p. 200).

Es ist klar, daß die Forscher, welche auf dem Standpunkte der polyphyletischen Entwicklung des Pflanzenreiches stehen, die Archegoniaten (resp. Kormophyten) nicht von einer Thallophyte abgeleitet

¹⁾ Es ist freilich nicht klar ausgesprochen, ob sich die Autoren unter der „Archegoniate Alga“ eine Thallophyte vorstellen oder eine Art „Vorvegetation“ der Archegoniaten selbst.

denken können, wenn sie nicht die kaum annehmbare Voraussetzung von Sachs (siehe oben) machen wollen und diese selbst in den Stamm der Kormophyten einbeziehen.

Im Handb. d. System. Bot. betont v. Wettstein ausdrücklich, daß die Abstammung der Bryophyten noch unklar ist, daß sie aber von Formen abzuleiten sein dürften, welche einen den Chlorophyceen analogen Bau gehabt haben mögen (I. Aufl., II. Bd., 1903—08, p. 14); II. Aufl. 1911, p. 251 in nota) oder „vom Typus der Thallophyten waren“ (II. Aufl., p. 255).

In ähnlichem Sinne äußert sich v. Wettstein neuerdings in: Phylogenie der Pflanzen in „Kultur d. Gegenw.“ IV. 4, p. 444 ff., 1914. Es wurden noch keine unzweifelhaften Beweise für einen phylogenetischen Zusammenhang der Kormophyten weder mit den Chlorophyceen, noch den Phaeophyten erbracht. Jedoch können wir sie von einem „Typus“ ableiten, der durch die heute lebenden höheren wasserbewohnenden, autotrophen Thallophyten repräsentiert ist. Nimmt man einen solchen Typus der Chlorophyceen oder Phaeophyten als Ausgangspunkt an, dann ist die Entwicklung der Kormophyten verständlich. Es ist ein hervorragendes Verdienst v. Wettstein's, gezeigt zu haben (zuerst im Handb. d. syst. Bot., I. Aufl., II. Bd., 1903—08), daß das entscheidende Moment in diesem Entwicklungsgange ein biologisches gewesen ist, nämlich der Übergang von aquatischen Organismen zu Landpflanzen; die Ausbildung von zwei verschiedenen organisierten Organkomplexen, von denen jeder mit Ausbildung einer Sporenform endet (Generationswechsel), ist dadurch erklärt¹⁾. Es sei ausdrücklich betont, daß diese Auffassung v. Wettstein's²⁾ nicht

¹⁾ Derselbe Vorgang spielte sich in anderer Form noch ein zweites Mal ab in der Entwicklung der terrestren Pilze aus wasserbewohnenden Thallophyten; hier aber auf dem Wege des Überganges von autotropher zu heterotropher Ernährungsweise. Ich möchte bei dieser Gelegenheit darauf hinweisen, daß auch bei der Entwicklung des Generationswechsels der Kormophyten anfänglich das Moment der Heterotrophie eine bedeutsame Rolle gespielt haben muß, indem wir den Sporophyten der Muscineen noch als mehr oder weniger heterotrophen „Halbparasiten“ betrachten müssen. Erst bei den jetzigen Pteridophyten ist die Autotrophie des Sporophyten evident.

²⁾ Vgl. auch F. O. Bower l. c. und die Ausführungen des phantastischen Janet, Sur l'origine de la division de l'orthophyte en un sporophyte et un gamétophyte (Limoges 1813). — Im Widerspruche mit der Auffassung von Wettstein, Bower und Lang steht die von V. H. Blackman, Alternation of generations and Ontogeny (New Phytologist 1909, p. 207—218). Die Differenz zwischen Gametophyt und Sporophyt sei nicht, wie diese Forscher annehmen, durch äußere Bedingungen veranlaßt, sondern die „germ cells“ besitzen inhärente Verschiedenheiten, welche sie veranlassen, sich in differenten Linien zu entwickeln. Es ergeben sich zwei Möglichkeiten: 1. daß diese verschiedene Tendenz der „germ cells“ in der verschiedenen Chromosomenzahl begründet ist, oder 2. in ihrer verschiedenen Stellung im Lebenszyklus, d. h. daß sie in ihrer Entwicklung verschiedene Tendenzen erworben haben. Die erste Annahme ist nach Blackman unwahrscheinlich.

als bloße Hypothese gewertet werden kann; sie trägt in sich die Überzeugungskraft einer Tatsache und ist daher zweifellos eine der bedeutendsten Errungenschaften der phylogenetischen Forschung, die noch dadurch an Bedeutung gewinnt, daß die neueren cytologischen Forschungen zu dem Ergebnis geführt haben, daß die Änderung der Chromosomenzahl nicht der Faktor ist, welcher den Generationswechsel bewirkt¹⁾.

In ganz ähnlichem Sinne wie v. Wettstein äußert sich W. Benecke (Morph. und Entwg. der Pfl. in „Kultur der Gegenwart“ III. Abt. IV): Wie die gemeinsamen Ahnen der Moose und Farne ausgesehen haben, weiß man nicht, jedoch ist anzunehmen, daß sie „algenähnlich“ gewesen sind (l. c. p. 250).

Rückblick.

Wenn wir kurz zusammenfassend die Frage beantworten wollen, welche positiven Errungenschaften die Wissenschaft der fast ein Jahrhundert umfassenden Forschertätigkeit auf den hier in Betracht kommenden Gebieten verdankt, so ist zunächst zu konstatieren, daß es gegenwärtig feststeht, daß die Hepaticae drei große Entwicklungsreihen darstellen, welche nicht auseinander abgeleitet werden können, sondern parallel oder divergent verlaufen. Alle Versuche, so auch der neuerliche, die *Marchantiales* und *Jungermaniales* durch *Monoclea* zu verknüpfen sind gegenwärtig als gescheitert zu betrachten.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten in polymorphen Gattungen und der Gattungen zueinander sind augenscheinlich bis zu einem hohen Grade der Vollständigkeit erkannt. Innerhalb der Reihen der *Marchantiales* und *Anthacerotales* dürften selbst eventuelle Entdeckungen neuer Formen kaum mehr eine tiefgreifende Änderung des Systems bedingen.

Über die Stellung von *Sphaerocarpus* und *Riella* herrschen noch Meinungsverschiedenheiten, jedoch ist ihre Zugehörigkeit zur Reihe der *Jungermaniales* als niederste Stufe wahrscheinlich.

In der großen Reihe der *Jungermaniales* sind zwar die engeren verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen ebenfalls nahezu restlos aufgeklärt, jedoch sind hier zweifellos noch Umgruppierungen

¹⁾ Eine Zusammenfassung der Forschungen über diesen Gegenstand und Literaturnachweise darüber findet man im XXII. Kap. „Die Bedeutung der Chromosomenzahl für den Generationswechsel“ in dem Buche von B. Nèmec, Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen, 1910, p. 450 ff.

größerer Verwandtschaftskreise nötig, was meines Erachtens hauptsächlich darauf zurückzuführen ist, daß nahezu ausnahmslos als sicherstehend angenommen wurde, daß die foliosen Formen von thallösen abzuleiten sind, was nach dem Stande unserer gegenwärtigen Erkenntnis ganz oder doch teilweise irrtümlich sein dürfte, und daß zweitens das Bestreben vorherrscht, diese Gruppe als einheitliche Entwicklungsreihe aufzufassen, daß also ihre augenscheinlich polyphyletische Abstammung im System zu wenig zum Ausdrucke kam. In ersterer Beziehung hat v. Wettstein die wertvollste Anregung gegeben, welche wohl berufen sein dürfte, die Basis für die zukünftige Umgruppierung zu bilden; in der zweiten Hinsicht sind auch bereits Andeutungen gemacht worden von R. Spruce und vom Verfasser dieser Schrift, die in neuerer Zeit von Lotsy vertreten wurden.

Im allgemeinen kann behauptet werden, daß der gegenwärtige Zustand der phylogenetischen Systematik innerhalb der Gruppe der Hepaticae ein so befriedigender ist, wie kaum der einer anderen größeren Gruppe des Pflanzenreiches. — Dieser Erfolg ist, wenn man von dem eben gewürdigten Verdienste v. Wettstein's absieht, nahezu restlos der mühevollen Forscherarbeit der sog. „Spezies-Systematiker“ auf dem Gebiete der Hepaticologie und den von diesen systematisch verwerteten Errungenschaften einiger Morphologen zu verdanken, unter welch letzteren die Namen Leitgeb und Goebel hervorragen.

Viel weniger positive Erfolge haben naturgemäß die Phylogeneten erzielt in der Lösung der beiden großen und hochwichtigen Fragen nach der Abstammung der Hepaticae (resp. der Archegoniaten) aus niederen Formen und nach dem Anschluß der Pteridophyten. Trotz der in letzter Zeit zu mächtigem Umfange angewachsenen (überwiegend englischen) Literatur, sind wir kaum über das Stadium hinausgekommen, daß alle Möglichkeiten erörtert und durch z. T. mehr weniger plausible, teilweise aber grotesk-phantastische Hypothesen gestützt wurden. Die große, nicht außer acht zu lassende Schwierigkeit besteht darin, daß gerade hier das Tatsachenmaterial so außerordentlich dürftig ist, und daß es leider möglicherweise durch künftige Entdeckungen kaum wesentlich zu vermehren sein wird. Es ist also für die Wissenschaft ein notwendiges Übel gerade in diesen hochwichtigen Fragen mit Hypothesen arbeiten zu müssen, es ist aber ein durchaus nicht notwendiger Unfug, wenn Hypothesen, die noch dazu oft recht wenig wissenschaftlichen Geist verraten, wie das neuerer Zeit leider häufig praktiziert wird, von ihren Schöpfern in einer Weise ans Licht gestellt werden, als ob es sich um reine Tatsachen handle, die einer ernst gemeinten Begründung gar nicht bedürfen. Diese Methode hat nicht eben zur Mehrung des Ansehens der betreffenden Richtung beigetragen und hat so manche

ehrliche Forscher von derselben abgedrängt und sie haben sich, auf die Gefahr hin von jener Seite für „ideenarm, unmodern, anachronistisch usw.“ bezeichnet zu werden, damit beschieden der Wissenschaft nicht durch strahlende Ideen, sondern durch Beibringung von der Nachwelt unverlorenen, bescheidenen Tatsachen zu dienen. Es ist ja leider richtig, daß dort, wo sich Meinungen gegenüberstehen, die nicht durch Tatsachen bewiesen, aber ebensowenig (wenn sie nicht gar zu absurd sind!) durch Tatsachen widerlegt werden können, eine Art Wahrscheinlichkeitsrechnung beim Suchen der Wahrheit an die Stelle exakter Forschung treten muß. Zum Glücke gibt es auch unter den Phylogenetikern ernste und daher bescheidene Forscher, die den Ruhm und das Gedeihen der Wissenschaft höher veranschlagen, als persönliche Interessen, ein Umstand, der allein schon eine Einschränkung der in Betracht zu ziehenden, widersprechenden Anschauungen ermöglicht.

Wenn man von diesen allgemeinen Gesichtspunkten den gegenwärtigen Stand der beiden großen phylogenetischen Fragen zu beurteilen versucht, so kommt man zu folgenden Ergebnissen.

1. Als Tatsache kann angesehen werden, daß die Bryophyten, Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen phylogenetisch zusammenhängen, also eine große „systematische Einheit“ (Kormophyten) darstellen¹⁾. Diese Tatsache ist durch die Untersuchungen von Hofmeister fest begründet worden; die späteren Forschungen haben keinen schwerwiegenden Einwand dagegen geltend machen können, sondern sie hat durch sie immer neue mächtige Stützen erhalten, so besonders durch die Entdeckungen auf dem Gebiete der Befruchtungserscheinungen (gestützt auf die Ergebnisse der Cytologie, der Spermatogenese usw.) und die Aufklärung des Wesens des Generationswechsels (hauptsächlich durch die geniale biologische Erklärung desselben durch v. Wettstein) und endlich bezüglich des Zusammenhanges der Pteridophyten und Gymnospermen durch die Errungenschaften der Paläontologie.

2. Es ist sicher, daß die vier oben genannten Gruppen in dieser Reihenfolge eine aufsteigende Entwicklungsfolge darstellen.

3. Die Frage, ob die Pteridophyten aus den Bryophyten abzuleiten seien, oder ob beide nebeneinander aus einer tiefer liegenden Wurzel hervorgegangen sind, ist gegenwärtig noch unentschieden. Jedoch ist es sicher, daß bezüglich der jetzigen Vegetation die denkbar geringste und am leichtesten überbrückbare Kluft zwischen beiden gelegen ist zwischen den Anthoceroteen einerseits

¹⁾ Es ist allerdings früher gezeigt worden, daß gegen diese Auffassung sich auch noch in neuester Zeit vereinzelter Widerspruch erhoben hat.

und den Ophioglossaceen andererseits, was zugunsten der ersten Annahme sprechen würde.

4. Die Ableitung der Bryophyten (resp. auch der Pteridophyten) aus niederen Formen hängt eng zusammen mit einem anderen großen Problem der Phylogenie, nämlich der monophyletischen oder polyphyletischen Auffassung der Gesamtentwicklung des Pflanzenreichs. Nimmt man mit Sachs, v. Wettstein, Engler u. a. das letztere an, so beantwortet sich die Frage verhältnismäßig einfach. Es müssen dann alle Hypothesen, welche die Stammform unter den Thallophyten (*Coleochaete*, *Confervales*, *Phaeophyta*) suchen a limine abgewiesen werden und es bleibt dann zur Diskussion nur noch die Vorvegetations-Theorie von Arth. Meyer (oder eine sinnverwandte Annahme). Es wäre dabei nur daran zu erinnern, daß man sich nicht eine allzu konkrete Vorstellung von der Beschaffenheit dieser längst erloschenen Vorvegetation bilden dürfte. Wenn man aber an der monophyletischen Entwicklung des Pflanzenreiches festhält, so stehen sich alle im Texte erörterten, sich widersprechenden, unerwiesenen Hypothesen gegenüber und es wird lediglich dem Gutdünken des einzelnen Systematikers überlassen sein, welche ihm am meisten zusagt.

5. Die Fragen, ob aus den hypothetischen Ahnen (resp. der Vorvegetation) die Hepaticae und aus diesen die Musci hervorgegangen sind oder umgekehrt, oder ob beide Gruppen nebeneinander aus denselben entsprungen sind, lassen sich nach dem gegenwärtigen Stande unserer Erkenntnis nicht sicher entscheiden. Wie oben gezeigt wurde, haben alle diese Möglichkeiten Vertreter gefunden, wohl aber muß zugegeben werden, daß noch niemand bisher eine direkte Ableitung der Lebermoose aus den Laubmoosen verfochten hat, da diese tatsächlich auf zu große Schwierigkeiten stoßen müßte.

Als Tatsache ist nur zu betrachten, daß die *Hepaticae*, mit Ausnahme der *Anthocerotales* bezüglich ihrer Sporophyten unter allen jetzt lebenden Archegoniaten die primitivsten Verhältnisse aufweisen, die in der für die ganze Gruppe der Archegoniaten charakteristischen progressiven Reduktion des Gametophyten aber viel weiter fortgeschritten sind, als die Musci. Die fast allgemein verbreitete Annahme, daß die *Hepaticae* die den Urformen nächststehende (primitivste) Gruppe der Archegoniaten seien, ist also durchaus nicht erwiesen, ja nach dem eben erwähnten Verhalten des Gametophyten zu schließen, nicht einmal wahrscheinlich. Das Übergewicht an morphologischer Differenzierung (besonders im Sporophyten) der jetzt lebenden Laubmoose über die Lebermoose kann nicht als Argument dagegen angeführt werden, denn es beruht durchwegs auf Anpassungsmerkmalen, die auf rasche notwendig gewordene Arbeitsteilung in den Geweben zurückgeführt werden können, die wieder ihrerseits dadurch bedingt

gewesen sein könnte, daß die Vorfahren der Laubmoose viel früher zur terrestren Lebensweise übergegangen seien, als die der Lebermoose, welche länger an der ursprünglichen aquatischen Lebensweise festhielten. Damit soll ausdrücklich nicht behauptet sein, daß die Vorgänge sich wirklich so abgespielt haben mögen, sondern es soll lediglich damit angedeutet werden, daß es möglich ist für die höhere Ausbildung unserer gegenwärtigen Laubmoose auch eine andere Deutung zu geben, als die bisher fast ausschließlich übliche.

Bau und Ontogenie der Wasserleitungsbahnen und der an diese angeschlossenen Siebteile in den vegetativen Achsen der Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen.

Von

Dr. Fritz Jürgen Meyer,
Assistent am Botanischen Institut Marburg.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	523
I. Teil.	
<i>Ergebnisse der Arbeiten über den Bau und die Ontogenie der Leitungsbahnen in den Achsen der Pteridophyten</i>	524
I. Vorbemerkungen.	524
II. Beschreibung des Baues der Endzustände der Leitungsbahnen bei den Filicales	526
IIa. Die ontogenetische Entwicklung der Leitungsbahnen der Filicales	534
III. Beschreibung des Baues der Endzustände der Leitungsbahnen bei den Equisetales	535
IIIa. Die ontogenetische Entwicklung der Leitungsbahnen der Equisetales	537
IV. Beschreibung des Baues der Endzustände der Leitungsbahnen der Lycopodiales	537
1. Lycopodiaceae.	537
2. Selaginellaceae	538
IVa. Die ontogenetische Entwicklung der Leitungsbahnen der Lycopodiales	540
V. Die Leitungsbahnen der Psilotales	540
VI. Die Leitungsbahnen der Isoetales	541
VII. Literatur über die Leitungsbahnen der Achsen der Pteridophyten	541

II. Teil.

Seite

<i>Ergebnisse der Arbeiten über den Bau und die Ontogenie der Leitungsbahnen in den vegetativen Achsen der Gymnospermen</i>	546
I. Vorbemerkungen	546
II. Die Leitungsbahnen der Keimpflanzen der Gymnospermen	546
III. Der primäre Bau der Leitungsbahnen der Cycadales	550
IIIa. Der sekundäre Bau der Leitungsbahnen der Cycadales	553
IV. Der primäre Bau der Leitungsbahnen der Gnetales	555
IVa. Der sekundäre Bau der Leitungsbahnen der Gnetales	555
IVb. Die Leitungsbahnen der <i>Welwitschia</i>	556
V. Der primäre Bau der Leitungsbahnen der Coniferen	557
Va. Der sekundäre Bau der Leitungsbahnen der Coniferen	558
Vb. Die Leitungsbahnen des <i>Ginkgo</i>	558
VI. Literatur über die Leitungsbahnen der Achsen der Gymnospermen	559

III. Teil.

<i>Ergebnisse der Arbeiten über den Bau und die Ontogenie der Leitungsbahnen in den vegetativen Achsen der Angiospermen</i>	562
I. Vorbemerkungen	562
II. Die Leitungsbahnen der Keimpflanzen der Angiospermen	562
III. Der primäre Bau der Leitungsbahnen der Dikotyledonen vom Typus I (Bündelrohr)	564
1. Die vier Untertypen	564
2. Der Bau der Leitbündel	566
2a. Die Strangverbindungen in den Tracheenteilen der Leitbündel	567
3. Akzessorische Leitbündel	567
IIIa. Der sekundäre Bau der Leitungsbahnen der Dikotyledonen vom Typus I	568
1. Sekundäres Dickenwachstum des Bündelrohres mittels der Leitbündelmeristeme	568
2. Die Anlage von sekundären Zwischenleitbündeln	569
3. Das sekundäre Leitbündel-Dickenwachstum mittels eines geschlossenen Cambiums	569
4. Die sekundäre Anlage von akzessorischen Leitbündeln	569
5. Der Übergang vom Bündelrohr zum sekundären Rohrbündel mittels eines geschlossenen Cambiums und der Bau des sekundären Rohrbündels	570
6. Das Verhalten der Blattspuren immergrüner Spezies während des sekundären Dickenwachstums	572
7. Anormales sekundäres Dickenwachstum bei den Dikotyledonen vom Typus I	572
IIIb. Der Bau der Leitungsbahnen der Dikotyledonen vom Typus II (ein konzentrisches Leitbündel)	573
IIIc. Der Bau der Leitungsbahnen der Dikotyledonen vom Typus III (Bündelgruppe aus konzentrischen Leitbündeln)	574
IV. Der Bau der Leitungsbahnen der Monokotyledonen	575
1. Die Typen des Verlaufs der Leitbündel	575
2. Der Bau der Leitbündel	577
IVa. Das sekundäre Dickenwachstum der Stämme der baumartigen Liliifloren	577
V. Literatur über die Leitungsbahnen in den vegetativen Achsen der Angiospermen	578

IV. Teil.

<i>Allgemeine Schlußbemerkungen</i>	Seite 586
I. Übersicht über das Vorkommen der verschiedenen Typen der Vermehrung der Leitelemente in den einzelnen Klassen der Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen	586
II. Leitungsbahnen und Systematik	587
III. Literatur zum IV. Teil	588

Einleitung.

Herr Professor Arthur Meyer hatte mir die Aufgabe gestellt, im Anschluß an die im Botanischen Institut Marburg gemachten Arbeiten von Gerresheim (1912) und Rippel (1913) und meine Dissertation (1915), sowie an meine Arbeit über die Stelärtheorie (1916) unter seiner Leitung eine Zusammenfassung unserer Kenntnisse über den Bau der Leitungsbahnen der Achsen rein morphologisch-anatomisch zu geben. Diese Zusammenfassung sollte nach den Gesichtspunkten, welche Prof. Arthur Meyer in den vorgenannten Arbeiten entwickelt hat und unter Benutzung seiner Nomenklatur (siehe Fr. J. Meyer, 1916) ausgeführt werden und dazu dienen, die rein morphologisch-anatomischen Tatsachen von spekulativem Beiwerk zu befreien und für physiologische Versuche und Hypothesen ebenso wie für die phylogenetischen und systematischen Spekulationen leicht benutzbar zu machen.

Im allgemeinen ist das System der Leitbündel betrachtet, aber in den Vordergrund der Betrachtungen habe ich die Tracheen gestellt, da sie wohl als für den Verlauf der Leitbündel bestimmend angesehen werden dürfen und da im einzelnen ihr Verlauf am besten bekannt ist. Die Siebröhren sind, soweit sie den Wasserleitungsbahnen folgen, gleichfalls berücksichtigt, isolierte Siebstränge dagegen außer acht gelassen. Demgemäß ist die Einteilung der Leitungssysteme in Typen nur nach dem Verlauf der Tracheen erfolgt.

Die Anordnung des Stoffes, über welche die vorausgeschickte Inhaltsübersicht Auskunft gibt, ist so gewählt, daß die großen systematischen Klassen, welche sich auch anatomisch stark unterscheiden, einzeln behandelt werden. Bei den Pteridophyten habe ich stets zuerst den definitiven Bau und dann an zweiter Stelle die Ontogenie beschrieben, weil auf diese Weise vor allem bei den Filicales die Darstellung erleichtert und gekürzt wurde; bei den Gymnospermen und Angiospermen habe ich dagegen stets mit dem Keimpflanzenstadium, d. h. der Beschreibung des hypokotylen Gliedes vor der Entwicklung der epikotylen Achse begonnen, dann habe ich den primären

Bau, d. h. den Bau der aus dem Urmeristem des Achsenvegetationspunktes entstandenen Leitungsbahnen besprochen und an dritter Stelle die Darstellung der sekundären Erweiterung der Leitungsbahnen folgen lassen, wo unter „sekundären“ Elementen alle diejenigen verstanden sein sollen, welche nach der Ausbildung der aus dem Urmeristem des Achsenvegetationspunktes entstandenen Elemente aus Leitbündel- oder Folgermeristemen entwickelt sind.

Anomalien (Seltenheiten) wurden hinter den normalen Typen immer stark zurückgestellt, damit das Häufigste genügend hervortritt.

An die Charakterisierung jedes Typus ist eine Tabelle mit Beispielen angefügt; die Literaturangaben zu den einzelnen Beispielen sind der Übersichtlichkeit wegen abgekürzt geschrieben; der vollständige Titel der betreffenden Arbeiten findet sich in den Literaturverzeichnissen, welche jedesmal am Ende eines Teiles angehängt sind.

I. Teil.

Ergebnisse der Arbeiten über den Bau und die Ontogenie der Leitungsbahnen in den Achsen der Pteridophyten.

I. Vorbemerkungen.

Seit Anton de Bary seine „Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne“ (1877) schrieb, ist keine zusammenfassende Darstellung unserer Kenntnisse von den Leitungsbahnen in den Achsen der Pteridophyten gegeben worden. Eine Menge neuerer Arbeiten über diesen Gegenstand ist zwar in Engler und Prantl, „Natürliche Pflanzenfamilien“, I. Teil, IV. Abteilung (1902), in Campbell „Mosses and Ferns“ (1905) und in Lotsy's „Stammesgeschichte“, Bd. II (1909) berücksichtigt worden; aber in diesen Werken sind die Angaben über die Leitungsbahnen immer nur zerstreut bei der Besprechung der einzelnen Gattungen gemacht, und überdies sind immer nur einzelne Untersuchungen über einige für die betreffende Familie charakteristische Arten angegeben. Es fehlt dagegen eine vollständige Zusammenfassung aller hierher gehörigen Arbeiten, wie sie erwünscht ist, wenn man sich eine Übersicht über die vorkommenden Typen von Wasserleitungssystemen und deren Verbreitung in den einzelnen Familien verschaffen will. Einige Engländer haben freilich schon vergleichende Studien größeren Umfangs gemacht, sich dabei aber stets auf eine Familie oder auf einen der von ihnen konstruierten Typen beschränkt. Ein weiterer Mangel

liegt darin, daß die gegebenen Beschreibungen von verschiedenen Gesichtspunkten aus entstanden und in ihnen verschiedene Nomenklaturen benutzt sind. Die Engländer und Franzosen stellen ihre Betrachtungen vom Standpunkte der Stelärtheorie aus an und benutzen demgemäß die Nomenklatur der Stelärtheorie; die deutschen Botaniker geben dagegen meist rein morphologische Beschreibungen und bedienen sich dabei der schon von de Bary angewandten Nomenklatur oder einer dieser ähnlichen.

Ich werde nun die gesamten Pteridophyten, soweit sie untersucht sind, in der Weise besprechen, daß ich jede Klasse einzeln behandle, innerhalb der Klassen die vorkommenden Typen der Wasserleitungssysteme charakterisiere und die zugehörigen Beispiele, nach dem Engler'schen System (siehe Engler-Gilg, 1912) geordnet, mit Literaturangaben hinzufüge. Bei der Aufstellung der Typen werde ich auf das Vorhandensein oder Fehlen von Endodermen keine Rücksicht nehmen. Da aber das Vorhandensein oder Fehlen einer Endodermis vom physiologischen und morphologischen Standpunkt von Bedeutung ist, so werde ich, soweit sichere Angaben vorliegen, bei der Aufzählung der Spezies jedesmal vermerken, ob Endodermen existieren oder nicht.

Ich werde immer mit dem morphologisch einfachsten Typus beginnen und von da zu den komplizierteren fortschreiten.

Bei der Aufstellung der Typen mußte ich bei den verschiedenen Klassen verschiedene Prinzipien zugrunde legen. Bei den Filicales ist eine einheitliche Beschreibung am schwierigsten; denn es gibt erstens einige Spezies, bei denen das ganze Wasserleitungssystem nur aus einem einzigen Leitbündel besteht, das an die Blätter kleine Stränge abgibt; bei diesen ist also kein wesentlicher Unterschied des Baues der Blattknoten und Internodien vorhanden; bei anderen Spezies mit komplizierterem Leitungssystem dagegen muß das Verhalten der Leitbündel in den Internodien und den Knoten streng unterschieden werden. Daher schien es empfehlenswert, bei der Aufstellung der Typen in erster Linie die Verhältnisse in den Internodien zu berücksichtigen. Nur bei dem Typus IV tritt auch das Verhalten in den Knoten in den Vordergrund, und somit ist es möglich, die Spezies, bei denen keine Internodien entwickelt sind, hier anzugliedern.

Bei den Equisetales liegt nur ein einziger Typus vor; bei ihnen ist wieder die Beschreibung des Leitbündelverlaufs in den Knoten und in den Internodien auseinander zu halten. Anders liegen die Verhältnisse bei den übrigen Pteridophyten; bei den Lycopodiaceen und Selaginellaceen ist die Abgabe der Blattspuren nicht von Einfluß auf den Verlauf der Leitbündel, da die Blätter klein und somit auch die an sie abgegebenen Leitbündel im Vergleich zu den Leitbündeln in der Achse ganz unbedeutend sind. Die Lycopodien und ein Teil

der Selaginellen besitzen überdies nur ein einziges Leitbündel in der Achse, so daß überhaupt keine besonderen Verhältnisse in den Knoten eintreten können. Somit kann bei der Beschreibung die ganze Achse berücksichtigt werden. Ebenso ist dies bei den Psilotales und Isoetales möglich.

Schließlich muß ich noch betonen, daß ich bei der Zuteilung einer Spezies zu einem bestimmten Typus stets nur den Bau des Leitungssystems in seiner Endform berücksichtigt habe. Spezies, die nur in jungen Exemplaren untersucht worden sind, habe ich außer acht gelassen, jedoch habe ich die diese betreffenden Literaturangaben in den Abschnitt über Ontogenie aufgenommen.

II. Beschreibung des Baues der Endzustände der Leitungsbahnen bei den Filicales.

In der Klasse der Filicales finden sich einerseits sehr einfache, andererseits aber auch sehr zusammengesetzte Leitungssysteme. Diese Verschiedenheit ist bedingt durch die morphologischen und biologischen Unterschiede zwischen den einzelnen Familien und Spezies. Die an feuchten Orten wachsenden Hymenophyllaceen z. B. bedürfen nur eines sehr einfachen Leitungssystems, da sie einerseits klein und zart sind, andererseits aber infolge der sie umgebenden relativ feuchten Luft nur schwach transpirieren. Ebenso steht es mit den Hydropterides. Farne, die etwas größere Dimensionen annehmen, können mit einem so einfachen Leitungssystem schon nicht mehr auskommen. Das Leitungssystem muß also vergrößert werden und wird dabei auch komplizierter. Entweder geschieht dies durch Erweiterung des ursprünglichen Zylinderbündels zu einem größeren Rohrbündel oder zu einem Bündelrohr, oder es treten außerdem noch akzessorische Leitbündel außerhalb oder innerhalb des Hauptsystemes auf. Die zusammengesetztesten Systeme finden wir naturgemäß bei den Baumfarnen.

Typus I.

Das Leitungssystem besteht aus einem axial gelagerten Zylinderbündel.

In diesem Typus fasse ich alle diejenigen Spezies zusammen, die in ihrer Achse nur ein Leitbündel mit zylindrischem Tracheenteil besitzen. Das Leitbündel kann kollateral, bikollateral oder konzentrisch sein. Im einfachsten Falle besteht der Tracheenteil aus einer einzigen Trachee (38, 40, 43, 46)¹⁾ oder aus sehr wenigen, der Siebteil

¹⁾ Die Nummern beziehen sich auf die Zahlen in den der Beschreibung angefügten Tabellen, welche Beispiele für die betreffenden Typen enthalten. So z. B. bedeutet 38: *Trichomanes labiatum* Jenman.

liegt dann auf der Dorsalseite (31, 35, 36, 37, 39). Ferner kommen kollaterale Leitbündel mit größeren Tracheenteilen vor (41). Bikollaterale Leitbündel finden sich bei 57. Die übrigen in der Tabelle angegebenen Spezies besitzen konzentrische Leitbündel; diese sind in mehreren Fällen dadurch charakterisiert, daß die Siebelemente besonders auf der Dorsalseite entwickelt sind (2, 5, 9, 11, 13, 14, 17, 18, 19). Bei einigen Spezies sind sogar die Siebteile auf der Unterseite unterbrochen, so daß eine Zwischenform zwischen einem konzentrischen und einem kollateralen Leitbündel vorliegt (8, 16).

Beispiele und Literatur zu Typus I:

Hymenophyllaceae: wahrscheinlich alle mit Endodermis (Bäsecke, 1908, p. 36).

Hymenophyllum (de Bary, 1877, p. 294; Mettenius, 1865). 1. *H. caudiculatum* Mart. (Russow, 1873, p. 94). 2. *H. ciliatum* Sw. (Russow, 1873, p. 94; Boodle, 1900 II, p. 461). 3. *H. cruetum* Cav. (Boodle, 1900 II, p. 462—463, Fig. 18—19). 4. *H. demissum* Sw. var. *nitens* Hort. (Boodle, 1900 II, p. 460, Fig. 5; Tansley, 1907, p. 111). 5. *H. denticulatum* Sw. (Boodle, 1900 II, p. 461). 6. *H. dilatatum* Sw. (Russow, 1873, p. 94; Tansley, 1907, p. 111). 6a. *H. dilatatum* Sw. var. *Forsteriana* Hort. (Boodle, 1900 II, p. 460, Fig. 9). 7. *H. flabellatum* Labill (Boodle, 1900 II, p. 461; Prantl, 1875, p. 27). 8. *H. fucoides* Sw. (Boodle, 1900 II, p. 461, Fig. 14; Prantl, 1875, p. 27). 9. *H. fuscum* Bosch (Boodle, 1900 II, p. 461). 10. *H. hirtellum* Sw. (Russow, 1873, p. 94). 11. *H. javanicum* Spreng. (Boodle, 1900 II, p. 461). 12. *H. lineare* Sw. (Boodle, 1900 II, p. 463). 13. *H. polyanthos* Sw. (Boodle, 1900 II, p. 461). 14. *H. rarum* R. Br. (Boodle, 1900 II, p. 461). 15. *H. scabrum* A. Rich. (Boodle, 1900 II, p. 456—460, Fig. 1—4; Tansley, 1907, p. 118). 16. *H. sericeum* Sw. (Boodle, 1900 II, p. 460—461, Fig. 13; Prantl, 1875, p. 27). 17. *H. Smithii* Hook. (Boodle, 1900 II, p. 461). 18. *H. Treubii* Raciborski (Boodle, 1900 II, p. 461). 19. *H. tunbridgiense* Smith (Boodle, 1900 II, p. 461, Fig. 16).

Trichomanes (inkl. *Hemiphlebium* und *Lacostea*) (Prantl, 1875, p. 26—27). Sektionen: 20. *Craspedoneuron*. 21. *Crepidomanes*. 22. *Davalliopsis*. 23. *Didymoglossum*. 24. *Eutrichomanes*. 25. *Phlebiophyllum*. 26. *Selendesmium* (Prantl, 1875, p. 27). Spezies: 27. *T. alatum* Sw. (Leclerc du Sablon, 1890, p. 10, Fig. 21; Boodle, 1900 II, p. 479). 28. *T. apiculatum* Presl. (Boodle, 1900 II, p. 478). 29. *T. Bancroftii* Hk. u. Gr. (Boodle, 1900 II, p. 477). 30. *T. bilabiatum* N. E. (Russow, 1873, p. 94). 31. *T. cuspidatum* (Giesenhausen, 1890, p. 446). 32. *T. ericoides* Hedw. (Boodle, 1900 II, p. 479). 33. *T. Filicula* Bory (Boodle, 1900 II, p. 479). 34. *T. heterophyllum* H. B. K. (Boodle, 1900 II, p. 478). 35. *T. Hildebrandtii*. 36. *T. Hookeri*. 37. *T. Krausii* (Giesenhausen, 1890, p. 446). 38. *T. labiatum* Jenman (Giesenhausen, 1892, p. 178). 39. *T. membranaceum* (Giesenhausen, 1890, p. 446). 40. *T. microphyllum* Ghgn. (Giesenhausen, 1890, p. 445, Taf. XIV, Fig. 3). 41. *T. muscoides* (Boodle, 1900 II, p. 480). 42. *T. pallidum* Blume (Boodle, 1900 II, p. 479). 43. *T. peltatum* (Giesenhausen, 1890, p. 446). 44. *T. pinnatum* (Mettenius, 1865, p. 419). 45. *T. Prieurii* Kunze (Boodle, 1900 II, p. 474ff.; Tansley, 1907, p. 115). 46. *T. pusillum* (Giesenhausen,

- 1890, p. 446). 47. *T. pyxidiferum* Linn. (Boodle, 1900 II, p. 479). 48. *T. radicans* Sw. (Boodle, 1900 II, p. 471—474; Tansley, 1907, p. 113 ff.). 49. *T. reniforme* Forst (Boodle, 1900 II, p. 469—471). 50. *T. reptans* Sw. (Boodle, 1900 II, p. 469). 51. *T. rigidum* Sw. (Boodle, 1900 II, p. 479). 52. *T. scandens* Linn. (Boodle, 1900 II, p. 478; Tansley, 1907, p. 116). 53. *T. spicatum* Hedw. (Boodle, 1900 II, p. 477; Tansley, 1907, p. 116). 54. *T. trichoides* Sw. (Boodle, 1900 II, p. 479; Tansley, 1907, p. 118). 55. *T. venustum* (Mettenius, 1865, p. 418). 56. *Ptilophyllum* V. D. B. (Prantl, 1875, p. 27).
- Polypodiaceae: 57. *Asplenium obtusifolium* (Giesenhagen, 1892, p. 164). 58. *Nephrolepis* (in den blattlosen Stolonen) (de Bary, 1877, p. 294). 59. *N. cordifolia* Baker (Chandler, 1905, p. 365). 60. *N. Duffii* (Lachmann, 1885, p. 604). 61. *N. neglecta* (Lachmann, 1885, p. 604). 62. *N. tuberosa* (Lachmann, 1885, p. 604); Endodermis vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 37).
- Gleicheniaceae: *Gleichenia* (de Bary, 1877, p. 294; Russow, 1873, p. 96—97). 63. *G. circinata* Sw. (Boodle, 1901 II, p. 707 ff.). 64. *G. dichotoma* Willd. (Boodle, 1901 II, p. 706 ff.; Tansley 1907, p. 141); Endodermis vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 42). 65. *G. dicarpa* Br. (Boodle, 1901 II, p. 707; Tansley, 1907, p. 137). 66. *G. flabellata* Br. (Boodle, 1901 II, p. 706). 67. *G. Mendelii* (Jossa, 1914, p. 27). 68. *G. moniliformis* Moore (Boodle, 1901 II, p. 707). 69. *G. pedalis* Kaulf. (Boodle, 1901 II, p. 707). 70. *G. polypodioides* Sm. (Boodle, 1901 II, p. 706 ff.; Russow, 1873, p. 96); Endodermis vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 42). 71. *G. pubescens* H. B. K. (Boodle, 1901 II, p. 706 ff.). 72. *G. rupestris* (Jossa, 1914, p. 27).
- Schizaeaceae: *Lygodium* (de Bary, 1877, p. 294; Prantl, 1881, p. 22). 73. *L. dichotomum* Sw. (Boodle, 1901 I, p. 361). 74. *L. japonicum* Sw. (Boodle, 1901 I, p. 365; Tansley, 1907, p. 107). 75. *L. palmatum* Sw. 76. *L. pinnatifidum* Sw. 77. *L. reticulatum* Sw. 78. *L. scandens* Sw. 79. *L. volubile* Sw. (Boodle, 1901 I, p. 365).
- Osmundaceae: 80. *Osmunda Claytoniana* L. (Jeffrey, 1901, p. 780; —, 1903, p. 125; Faull, 1901, p. 413); Endodermis vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 36).
- Marsiliaceae: 81. *Pilularia minuta* (de Bary, 1877, p. 294, 295; Russow, 1873, p. 13).
- Salviniaceae: 82. *Salvinia* (de Bary, 1877, p. 294); Endodermis vorhanden (Mager, 1907, p. 15). 83. *Azolla* (de Bary, 1877, p. 294); Endodermis vorhanden (Mager, 1907, p. 15).

Typus II.

Das Leitungssystem besteht aus einem Rohrbündel.

Hierher gehören alle diejenigen Spezies, die in ihrer Achse ein Leitbündel mit röhrenförmigem Tracheenteile besitzen, also konzentrische, deren Tracheenteil im Innern Mark enthält (1—6), bikonzentrische ohne Mark (7—13) und mit Mark (14—19). Bei der Abgabe der Blattleitbündel kann sich entweder ein tangentialer Teil des Leitbündels so abspalten, daß keine Lücke in dem Tracheenteil entsteht, das Rohr also vollkommen geschlossen bleibt (1), oder es wird ein

vollständiger Sektor von dem Leitbündel abgegeben, so daß eine kleine Blattlücke entsteht; die Blattlücke beschränkt sich auf den Knoten, sie ragt noch nicht in das Internodium hinein. Besonders häufig kommt es bei den bikonzentrischen Leitbündeln ohne Mark in dorsiventralen Rhizomen vor, daß der innere Siebteil exzentrisch auf der Dorsalseite liegt (7—12).

Beispiele und Literatur zu Typus II:

Gleicheniaceae: 1. *Platyzoma microphyllum* Br. (Boodle, 1901 II, p. 736, 741).

Schizaeaceae: *Schizaea* (Russow, 1873, p. 97 ff.; Prantl, 1881). 2. *Sch. bifida* (Boodle, 1903, p. 523). 3. *Sch. dichotoma* Sw. (Boodle, 1901 I, p. 373—377); Zylinder- und Innenendodermis vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 42). 4. *Sch. digitata* Sw. (Boodle, 1901 I, p. 373—377). 5. *Sch. fistulosa* Labill (Boodle, 1901 I, p. 373—377). 9. *Sch. laevigata*; Zylinderendodermis vorhanden (Russow, 1873, p. 97).

Polypodiaceae: 7. *Lindsaya davallioides* Blume. 8. *L. Guianensis* Dry. 9. *L. lancea* Bed. 10. *L. lobata* Poir. 11. *L. orbiculata* Bed. 11a. *L. orbiculata* var. *tenera* Bed. 12. *L. rigida* Sm. (Tansley und Lulham, 1902, p. 157 ff.). 8, 9, 11, 12 besitzen eine Zylinderendodermis (Bäsecke, 1908, p. 42). 13. *Davallia repens* Desv. (Trécul, 1885, p. 1457; Tansley und Lulham, 1902, p. 157 ff.; Gwynne-Vaughan, 1903, p. 715 ff.).

Marsiliaceae: *Marsilia* (de Bary, 1877, p. 289, 295); Endodermis vorhanden (Mager, 1907, p. 12—13). 14. *M. aegyptica* Willd. (Russow, 1873, Taf. I, Fig. 3). 15. *M. Drummondii* A. Br. 16. *M. elata* A. Br. 17. *M. quadratifolia* L. 18. *M. salvatrix* Hanstein (Russow, 1873, p. 2 ff.). 19. *Pilularia globulifera* (Russow, 1873, p. 13; de Bary, 1877, p. 295); Endodermis vorhanden (Mager, 1907, p. 13).

Typus III.

Das Leitungssystem besteht in einem Teile des Internodiums aus einem Rohrbündel, in dem anderen Teile aus einem stark gewölbten Rinnenbündel.

Bei der Abgabe der Blattleitbündel wandelt sich durch Bildung einer Blattlücke das Rohrbündel in ein Rinnenbündel. Die Blattlücke kann entweder nur unterhalb der Insertionsstelle des Blattes liegen (7, 8, 11, 15, 23), oder nur oberhalb (1, 25, 35—38, 56, 64, 65, 68), oder sie kann sich sowohl in das Internodium unterhalb als auch in das oberhalb erstrecken (42). Im ersten Falle befindet sich im unteren Teile des Internodiums ein Rohrbündel, im oberen ein Rinnenbündel; im zweiten Falle ist die Verteilung umgekehrt; im dritten Falle besitzt die Achse nur in der Mitte der Internodien ein Rohrbündel, dicht unter und über den Knoten dagegen ein Rinnenbündel. Die Leitbündel sind entweder im röhrenförmigen Teile bikonzentrisch und in dem rinnenförmigen Teile konzentrisch (1, 2, 82), oder sie sind in dem röhrenförmigen Teile konzentrisch und in dem rinnenförmigen

Teile kollateral (40). — Zu diesem Leitbündel können noch außerhalb „akzessorische“ Leitbündel hinzutreten (69—84).

Beispiele und Literatur zu Typus III.

(Hymenophyllaceae): 1. *Loxsonia Cunninghamii* R. Br. (Mettenius, 1865, p. 418; de Bary, 1877, p. 295; Gwynne-Vaughan, 1901 I, p. 71—98, Fig. 4); Endodermis vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 42).

Cyatheaceae: 2. *Alsophila blechnoides*. 3. *A. pruinata*. 4. *Cibotium glaucescens*. 5. *C. Schiedei*. 6. *Dicksonia antarctica* (de Bary, 1877, p. 297). 7. *D. apiifolia* (Gwynne-Vaughan, 1901 II, p. 777; —, 1903, p. 691). 8. *D. cicutaria* Sw. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 691). 9. *D. davallioides* Brown (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 727). 10. *D. Karsteniana* (de Bary, 1877, p. 297). 11. *D. punctiloba* Hk. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 691, Fig. 1). 12. *Plagiogyria biserrata* (de Bary, 1877, p. 297).

Polypodiaceae: 13. *Adiantum Kaulfussii* Kunze. 14. *A. trapeziforme* (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 695). 15. *Davallia aculeata* Sw. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 712, Fig. 19). 16. *D. clavata* Sw. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 716). 17. *D. hirsuta* Sw. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 691). 18. *D. hirta* Kaulf. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 691). 19. *D. hymenophylloides* Baker (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 716). 20. *D. immersa* Wallich (Trécul, 1885, p. 1455). 21. *D. Novae-Zelandiae* Colenso (Trécul, 1885, p. 1455; Gwynne-Vaughan, 1903, p. 691). 22. *D. Parkeri* Hk. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 716). 23. *D. pinnata* Cav. (Gwynne-Vaughan, 1903, Fig. 21). 24. *D. platyphylla* Don. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 691). 25. *D. Speluncae* Baker (Gwynne-Vaughan, 1903, Fig. 3). 25a. — — *trichosticha* (Trécul, 1885, p. 1455). 26. *D. strigosa* Sw. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 691; Trécul, 1885, p. 1455). 27. *D. triquetra* Baker (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 716). 28. *Demstaedtia davallioides*. 29. *D. punctiloba*. 30. *D. scandens*. 31. *D. tenera* (de Bary, 1877, p. 295). 32. *Dipteris Lobbiana* Moore (de Bruyn, 1911, p. 768). 33. *Gymnogramme vestita* Hk. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 695). 34. *Hypolepis* (de Bary, 1877, p. 295). 35. *H. distans* Hk. 36. *H. millefolia* Hk. 37. *H. repens* Presl. 38. *H. tenuifolia* Bernh. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 693). 39. *Lindsaya cultrata* Sw. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 716—717). 40. *L. retusa* Mett. (Tansley und Lulham, 1902, p. 157; Gwynne-Vaughan, 1903, p. 716—717). 41. *Nothochlaena ferruginea* Hk. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 695). 42. *N. Marantae* R. Br. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 695, Fig. 7); Endodermis vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 29). 43. *N. trichomanoides* R. Br. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 695). 44. *Pellaea andromedaeifolia* Fée (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 695). 45. *P. atropurpurea* Link (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 691). 46. *P. falcata* Fée (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 695). 47. *P. rotundifolia* (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 695, Fig. 8). 48. *Phegopteris* (de Bary, 1877, p. 295). 49. *Polypodium conjugatum* (de Bary, 1877, p. 295). 50. *P. marginale* Thunb. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 691 ff.). 51. *P. punctatum* Thunb. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 694). 52. *P. Wallachii* (de Bary, 1877, p. 295). 53. *Pteris aurita* (de Bary, 1877, p. 295). 54. *P. incisa* (Tansley und Lulham, 1904, p. 4 ff.). 55. *P. vespertilio* (de Bary, 1877, p. 295).

- Gleicheniaceae: 56. *Gleichenia pectinata* Pr. (Boodle, 1901 II, p. 728 ff.); Tansley, 1907, p. 140; Boodle und Hiley, 1909, p. 420, Fig. 1); Endodermis vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 42).
- Schizaeaceae: 57. *Aneimia adiantifolia* Sw. 58. *A. aurita* Sw. 59. *A. cicutaria* Kze. 60. *A. coriacea* Gris. 61. *A. cuneata* Kze. 62. *A. mexicana* Klotsch. 63. *A. Wrightii* Baker (Boodle, 1901 I, p. 385 ff.). 64. *Schizaea maccallana* Baker (Tansley und Chick, 1903, p. 495—498, Fig. 23).
- Ophioglossaceae: *Botrychium* (Kühn, 1889, p. 498; van Tieghem, 1890 II, p. 405 ff.; Lang, 1913, p. 205 ff., Fig. 3—8); Endodermis vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 34). 65. *B. Lunaria* (de Bary, 1877, p. 295; Bower, 1911 I, p. 540 ff.; — — 1911 II, p. 569 ff.; Lang, 1912, p. 2 ff.). 66. *B. rutaefolium* (Russow, 1873, p. 119). 67. *B. ternatum* (Bower, 1911 II, p. 569 ff.). 68. *B. virginianum* (Bower, 1911 I, p. 540 ff.; — —, 1911 II, p. 569 ff.).
- Cyatheaceae: *Alsophila* (de Bary, 1877, p. 302 ff.); Endodermis vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 31). 69. *A. excelsa* (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 710). 70. *A. Haenkei*. 71. *A. microphylla*. 72. *A. radens*. 73. *A. villosa* (de Bary, 1877, p. 304). 74. *Dicksonia adiantoides* H. B. K. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 698 ff., Fig. 11). 75. *D. Plumieri* Hk. (*Saccoloma adiantoides* Sw.) (Mettenius, 1864, p. 531 ff., Taf. VI, Fig. 1—4; Gwynne-Vaughan, 1903, p. 703 ff.). 76. *D. rubiginosa* Kaulf. (Gwynne-Vaughan, 1901 II, p. 776; — —, 1903, p. 700 ff.).
- Polypodiaceae: 77. *Dennstaedtia cornuta*. 78. *D. rubiginosa* (de Bary, 1877, p. 306; Gwynne-Vaughan, 1903, p. 732). 79. *Dipteris conjugata* Reinw. (Seward und Dale, 1901, p. 492, 499, Fig. 4, 6, 7, 8; Gwynne-Vaughan, 1903, p. 700 ff.; de Bruyn, 1911, p. 762 ff.); Endodermis vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 42). 80. *Jamesonia imbricata* H. u. G. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 691). 81. *Pteris elata* var. *Karsteniana* (Gwynne-Vaughan, 1901 II, p. 777; — —, 1903, p. 702; de Bary, 1877, p. 300) (Abbildung: Annals of Botany XVII, Taf. XXXIII, Fig. 14).
- Matoniaceae: 82. *Matonia pectinata* (Seward, 1899 I, p. 177 ff., Fig. 8, 9, 11; — —, 1899 II, p. 319; Wigglesworth, 1902, p. 157 ff.; Fig. 1—6; Gwynne-Vaughan, 1903, p. 703 ff.; Tansley und Lulham, 1905, p. 498—501, Fig. 12, 13); Endodermis vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 42). 83. *M. sarmentosa* Baker (Compton, 1909, p. 301).
- Marattiaceae: 84. *Angiopteris evecta* Hoffm. (de Bary, 1877, p. 301—302; Mettenius, 1864, p. 499 ff.; Taf. I, Fig. 1; Leclerc du Sablon, 1890, p. 11 ff.; Shove, 1900, p. 497; Farmer und Hill, 1902, p. 385, Fig. 1, 2, 6; Tansley, 1907, p. 236, Fig. 79); Endodermis nicht vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 35; Fr. J. Meyer, 1916, p. 155).

Typus IV.

Die Blattlücken reichen mindestens durch zwei Internodien hindurch. Das Leitungssystem besteht also aus einem Bündelrohr mit netzförmigen Bündelverbindungen.

Die zu diesem Typus gehörigen Farne besitzen eine Achse mit kurzen Internodien, oder die Blattinsertionen folgen so dicht aufeinander, daß überhaupt keine Internodien mehr ausgebildet sind.

In diesen Fällen (z. B. *Osmunda*) stehen die Blätter in sehr flachen Spiralen, und die Blattlücken laufen an einer großen Zahl von Blattinsertionen vorbei (bei *Osmunda* 13); dadurch bekommt das Leitbündelsystem trotz des Fehlens der Internodien fast das gleiche Aussehen wie bei Rhizomen mit kurzen Internodien und relativ großen Blattlücken. Die Leitbündel sind entweder kollateral (z. B. 75) oder konzentrisch (z. B. 69, 81—84) oder bikollateral (z. B. 65, 85—87) (Potonié, 1883, p. 36).

Zu dem Bündelrohr können innen (7, 47, 69, 81, 83), außen (50) und in der Fläche der Blattlücken (32) noch akzessorische Leitbündel treten, wenn das Bündelrohr allein die Wasserversorgung nicht mehr leisten kann. Die als akzessorische Bündelverbindungen ausgebildeten Stränge in der Fläche der Blattlücken können dabei so stark werden, daß sie von den Hauptleitbündeln nicht mehr zu unterscheiden sind. Es entsteht auf diese Weise ein Netz, dessen Maschen unabhängig von den Blattinsertionen sind (11, 48, 59, 83).

Die akzessorischen Leitbündel können auch wieder unter sich ein netzförmiges Bündelrohr bilden, das wie das erste gebaut ist. Sie stehen dann mit dem ersten Bündelrohr in oder dicht unterhalb der Knoten in Verbindung (zwei ineinander geschobene Bündelrohre kommen bei 13 und 14 vor, drei bei 82).

Beispiele und Literatur zu Typus IV:

- Cyatheaceae: 1. *Cyathea arborea* Sm. (de Bary, 1877, p. 302 ff.; Gwynne-Vaughan, 1903, p. 708; Trécul, 1885, p. 1453 ff.). 2. *C. Brunonis* Wall. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 707 ff.). 3. *C. ebeniana* (de Bary, 1877, p. 302). 4. *C. glauca* Sm. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 708; Trécul, 1885, p. 1453 ff.). 5. *C. Inrayana* (de Bary, 1877, p. 302). 6. *Dicksonia Barometz* Link (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 697, Fig. 17).
- Polypodiaceae: 7. *Acrostichum aureum* (*Chrysodium vulgare*) (Mettenius, 1864, p. 535 ff.; de Bary, 1877, p. 306; Thomas, 1905, p. 179). 8. *A. conforme*. 9. *A. crinitum*. 10. *A. hybridum*. 11. *A. lomarioides*. 12. *A. quercifolium* (Thomas, 1905, p. 185). 13. *A. scandens* Sm. 14. *A. tenuifolium* Sm. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 708). 15. *A. tomentosum* (Thomas, 1905, p. 185). 16. *Adiantum lunulatum* Burm. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 698). 17. *Antrophyum plantagineum* Kaulf. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 720). 18. *A. reticulatum* Kaulf. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 695). 19. *Aspidium albopunctatum* (de Bary, 1877, p. 298 ff.). 20. *A. coriaceum* (de Bary, 1877, p. 298 ff.). 21. *A. cristatum*. 22. *A. Filix Mas*. 23. *A. Thelypteris* (de Bary, 1877, p. 296). 24. *Asplenium Filix femina* (de Bary, 1877, p. 296). 25. *A. scandens* Sm. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 696). 26. *Blechnum spicant* (de Bary, 1877, p. 296). 27. *Cheilanthes lendigera* Sw. 28. *Ch. microphylla* Desv. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 696). 29. *Cystopteris fragilis* Bernh. (Gwynne-Vaughan, 1905 I, p. 215). 30. *Davallia bullata* (de Bary, 1877, p. 298). 31. *D. canariensis* Sm. (de Bary, 1877, p. 298 ff.; Trécul, 1885, p. 1453 ff.). 32. *D. dissecta* (de Bary, 1877, p. 298). 33. *D. elegans* Sw. (de Bary, 1877, p. 298 ff.; Trécul, 1885, p. 1453 ff.). 34. *D. heterophylla*. 35. *D. parvula*.

36. *D. pedata* (de Bary, 1877, p. 298). 37. *D. pentaphylla* Blume (Trécul, 1885, p. 1453 ff.). 38. *D. pyxidata* (de Bary, 1877, p. 298). 39. *D. stenocarpa* (Trécul, 1885, p. 1453 ff.). 40. *Drynaria quercifolia* (Leclerc du Sablon, 1890, p. 5). 41. *Gymnogramme calomelanos* Kaulf. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 698, Fig. 9). 42. *G. chrysophylla* (Leclerc du Sablon, 1890, p. 5). 43. *Hemionitis palmata* L. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 689 ff.). 44. *Lomaria semicordata* Baker (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 698, Fig. 10). 45. *Onoclea germanica*. 46. *O. sensibilis* L. (Gwynne-Vaughan, 1905 I, p. 215). 47. *Platyserium aethiopicum* (Allison, 1913, p. 312). 48. *P. alaicorne* Desv. (Allison, 1913, p. 312; Gwynne-Vaughan, 1903, p. 697). 49. *P. Willinkii* Moore (Allison, 1913, p. 312). 50. *Polybotrya Meyeriana* (de Bary, 1877, p. 306). *Polypodium* (de Bary, 1877, p. 295; Leclerc du Sablon, 1890, p. 8, Fig. 15—19). 51. *P. atescens*. 52. *P. aureum*. 53. *P. aurisetum*. 54. *P. cayennense*. 55. *P. piloselloides*. 56. *P. sporadacarpum*. 57. *P. tenellum*. 58. *P. vulgare* (de Bary, 1877, p. 298—299). 59. *Pteridium aquilinum* (de Bary, 1877, p. 306—307; Terletzky, 1884, p. 485; Leclerc du Sablon, 1890, p. 3 ff., Fig. 8; Tansley und Lulham, 1902, p. 610, Fig. 15; —, 1904, p. 9 ff.). 60. *Pteris cretica* L. 61. *P. heterophylla* L. 62. *P. flabellata* Thunb. 63. *P. pellucida* Presl. 64. *P. tremula* R. Br. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 697—698). 65. *Struthiopteris germanica* Willd. (Terletzky, 1884, p. 457; Kühn, 1889, p. 497); Leitbündel-endodermen vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 37). 66. *Taenitis blechnoides* Sw. (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 698). 67. *Vittaria elongata* Sm. 68. *V. stipitata* Kunze (Gwynne-Vaughan, 1903, p. 719).
- Parkeriaceae: 69. *Ceratopteris thalictroides* (de Bary, 1877, p. 302; Ford, 1902, p. 103 ff.).
- Schizaeaceae: *Aneimia* (de Bary, 1877, p. 295—296; Prantl, 1881, p. 22). 70. *A. Dregeana* Kunze. 71. *A. fraxinifolia* (Russow, 1873, p. 97 ff.). 72. *A. Phyllitidis* Sw. (Boodle, 1901 I, p. 386; Tansley, 1907, p. 155). 73. *Mohria caffrorum* Desv. (Boodle, 1901 I, p. 322 ff.).
- Osmundaceae¹⁾: 74. *Osmunda cinnamomea* L. (Faull, 1901, p. 410; —, 1909; Jeffrey, 1901, p. 780; —, 1903, p. 123; Sinnott, 1910, p. 107 ff.); Zylinderendodermis vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 36). 75. *O. regalis* L. (Zenetti, 1895, p. 54, Fig. 1; Faull, 1901, p. 410; Jeffrey, 1901, p. 780; —, 1903, p. 123; Lotsy, 1909, p. 591; Sinnott, 1910, p. 107 ff.; Gwynne-Vaughan, 1911, Diagr. 1—5); Zylinderendodermis vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 36). 76. *Todea* (de Bary, 1877, p. 291); Zylinderendodermis vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 36). 77. *T. barbara* Moore. 78. *T. Fraseri* Hook. u. Grev. 79. *T. hymenophylloides* Rich. 80. *T. superba* Colenso (Sinnott, 1910, p. 107 ff.).
- Marattiaceae: Endodermis wahrscheinlich nicht vorhanden (Bäsecke, 1908, p. 36). 81. *Angiopteris Henryi* (Gwynne-Vaughan, 1905 II, p. 261). 82. *Danaea simplicifolia* Rudgge (de Bary, 1877, p. 301; Brebner, 1901, 777 ff.; —, 1902, p. 523 ff.; Jeffrey, 1903, p. 121 ff.). 83. *Kaulfussia aesculifolia* Blume (Kühn, 1889, p. 462 ff.; Farmer und Hill, 1902, p. 379; Tansley, 1907, p. 232, Fig. 76). 84. *Marattia*

¹⁾ Nach den Beschreibungen von de Bary (1877, p. 289—291 u. Fig. 130) weicht das Leitbündel-system der Osmundaceen stark von denen der übrigen Filicales ab; es gleicht demnach vollkommen dem der weiter unten (s. S. 557) besprochenen Coniferen vom Typus Ia.

fraxinea Sm. (de Bary, 1877, p. 301; Kühn, 1889, p. 475 ff.; Farmer und Hill, 1902, p. 386).

Ophioglossaceae: *Ophioglossum* (de Bary, 1877, p. 295—296; Lang, 1912, p. 2 ff.); teils mit, teils ohne Zylinderendodermis (Bäsecke, 1908, p. 34). 85. *O. pendulum* L. (Petry, 1914, p. 176). 86. *O. simplex* Ridley (Bower, 1904, p. 207). 87. *O. vulgatum* (Boodle, 1899, Fig. 13); besitzt in alten Rhizomen eine „unregelmäßige, sehr schnell sich verlierende Endodermis“ (Bäsecke, 1908, p. 34).

IIa. Die ontogenetische Entwicklung der Leitungssysteme der Filicales.

Im wesentlichen stimmt die ontogenetische Entwicklung der Leitungssysteme bei allen Filicales überein. Zunächst besteht das ganze Leitungssystem, bei allen Spezies ohne Ausnahme, aus einem axilen Zylinderbündel, und zwar ist dieses im allgemeinen ein konzentrisches; bei einigen Hymenophyllaceen findet sich dagegen ein kollaterales (die betreffenden Spezies sind unter Typus I der Filicales angegeben). Bei dem Typus I wird dieser Zustand dauernd beibehalten. Bei den übrigen Typen erweitert sich das Zylinderbündel zu einem Rohrbündel. Die Zahl der Internodien, in denen das Zylinderbündel vorliegt, ist für jede Spezies annähernd konstant. Bei der Bildung des Rohrbündels kann entweder im Innern des Tracheenteils ein Mark auftreten (z. B. Spezies 1—6 des Typus II) oder ein innerer Siebteil (z. B. Spezies 7—19 des Typus II). Im letzteren Falle kann schließlich noch in dem inneren Siebteil ein Mark gebildet werden (z. B. Spezies 14—19 des Typus II). Bei den zu den Typen III und IV gehörigen Spezies entstehen in dem Tracheenteil zunächst sehr kleine, in späteren Entwicklungszuständen der Achsen allmählich aber an Umfang zunehmende Blattlücken. Bei den Spezies des Typus III bleiben diese kleiner als ein Internodium; bei denen des Typus IV werden sie größer. Bezüglich des Verhaltens der Siebteile ist noch zu sagen, daß in den Fällen, wo ein innerer Siebteil vorliegt, dieser sofort bei der Erweiterung des zylindrischen Tracheenteiles zu einem röhrenförmigen auftritt.

Bei einer Anzahl von Farnen treten neben dem in seiner Entwicklung eben beschriebenen Bündelrohr noch akzessorische Leitbündel auf (siehe Typus III und IV). Die Bildung dieser akzessorischen Leitbündel neben dem Bündelrohr geschieht erst in späteren Entwicklungsstadien. Es findet sich also dann in den ersten Internodien ein konzentrisches Zylinderbündel, in den nächsten ein Rohrbündel, in den folgenden ein Rohrbündel mit Blattlücken, in den darauf folgenden (bei Typus IV) ein Bündelrohr und schließlich von einem bestimmten Internodium an bei Typus III ein großes Rohr-

bündel und akzessorische Leitbündel, bei Typus IV ein Bündelrohr und akzessorische Leitbündel.

Im allgemeinen ist der Übergang von einem Stadium zum nächsten ein allmählicher. Nur die Osmundaceen (Gwynne-Vaughan, 1911, p. 527) und die Ophioglossaceen (Lang, 1913, p. 203 ff.) bilden eine Ausnahme. Bei ihnen besitzen die untersten Internodien ein Zylinderbündel, das nächste ein weites Rohrbündel mit großen Blattlücken.

Literatur zu IIa¹⁾:

de Bary, 1877; Boodle, 1901 I; — —, 1901 II; — —, 1903; Boodle u. Hiley, 1909; Bower, 1911 I; Brebner, 1902; de Bruyn, 1911; Chandler, 1904; — —, 1905; Farmer u. Hill, 1902; Ford, 1902; Gwynne-Vaughan, 1903; — —, 1911; Jeffrey, 1903; Jossa, 1914; Kühn, 1889; Lang, 1913; Leclerc du Sablon, 1890; Tansley, 1908; Tansley u. Lulham, 1905.

III. Beschreibung des Baues der Endzustände der Leitungsbahnen bei den Equisetales.

Das Leitbündelsystem in den ausgewachsenen Pflanzen wurde schon von Pfitzer (1867/68, p. 297 ff.) und de Bary (1877, p. 290) beschrieben, und zu den damals feststehenden Tatsachen ist durch die wenigen neueren Arbeiten wenig Neues hinzugekommen, abgesehen davon, daß die Endodermen noch näher untersucht worden sind (van Tieghem, 1890 I, p. 365—373; Plaut, 1909, p. 49).

Nach de Bary (1877, p. 290) besteht das Leitungssystem aus einem Bündelrohre aus kollateralen Leitbündeln mit ringförmigen Bündelverbindungszonen in den Knoten. In den Internodien verlaufen die Leitbündel nebeneinander, ohne Verbindungen zu bilden; in den Knoten gabeln sie sich in drei Teile; der mittlere von diesen ist das in das an der Gabelungsstelle inserierte Blatt eintretende Leitbündel, die beiden seitlichen biegen ab nach den Nachbarleitbündeln, der rechte von ihnen vereinigt sich mit dem linken des rechten Nachbarleitbündels, der linke mit dem rechten des linken Nachbarleitbündels. Die auf diese Weise entstandenen Leitbündel durchlaufen dann das nächste Internodium und gabeln sich im nächsten Knoten wieder in je drei Teile.

Nach Gwynne-Vaughan (1901 III, p. 774) und Lotsy (1909, p. 557) ist der Verlauf der Leitbündel komplizierter. Es soll nach den Angaben dieser Autoren jedes Leitbündel aus drei Teilen bestehen; die mittleren Teile jedes Leitbündels verhalten sich so, wie

¹⁾ Ausführliche Titel sind in dem Literaturverzeichnis am Ende dieses ersten Teiles angegeben.

es de Bary für die ganzen Leitbündel angibt; die seitlichen dagegen verlaufen, ohne einen Teil ihrer Elemente an die Blätter abzugeben, durch die Knoten der Achse hindurch und legen sich an das im folgenden Internodium nächste Leitbündel an.

Gwynne-Vaughan hat *Equisetum Telmateja*, *E. hiemale*, *E. giganteum* und andere, deren Namen er nicht angibt, untersucht; welche Methoden er dabei angewandt hat, schreibt er in seiner Arbeit nicht. Ob also seine Darstellung die richtige ist und wie gegebenenfalls die einzelnen Teile der Leitbündel in den Internodien seitlich zusammenhängen, muß durch Mikrotomschnittserien noch genauer verfolgt werden. Ich gedenke diese Untersuchungen demnächst auszuführen.

Auch im Conus findet sich noch der gleiche Verlauf, nur ist dort wegen der gestauchten Internodien das Leitbündelnetz engmaschiger (Browne, 1912, p. 663).

Die Angaben über die Endodermen in den Achsen der Equiseten sind zusammengestellt bei Plaut (1909, p. 49 ff.). Plaut unterscheidet mit Rücksicht auf die Ausbildung der Endodermen fünf Gruppen:

- I. Im Rhizom und in der oberirdischen Achse sind Leitbündelendodermen vorhanden:
Equisetum limosum, litorale, giganteum, pyramidale, debile, xylochaetum, Martii.
- II. Im Rhizom sind Leitbündelendodermen vorhanden, in der oberirdischen Achse eine Zylinderendodermis und zugleich eine Innenendodermis:
hiemale, trachyodon, ramosissimum, myriochaetum, robustum, laevigatum, Schaffneri, mexicanum, Sieboldi.
- III. Im Rhizom und in der oberirdischen Achse ist eine Zylinder- und eine Innenendodermis vorhanden:
variegatum.
- IV. Im Rhizom ist eine Zylinder- und eine Innenendodermis vorhanden, in der oberirdischen Achse nur eine Zylinderendodermis:
silvaticum.
- V. Im Rhizom und in der oberirdischen Achse ist eine Zylinderendodermis vorhanden:
arvense, pratense, palustre, maximum, bogotense, diffusum, scirpoides.

Die Ursache für die Verschiedenheit der Ausbildung der Endodermen sucht Plaut in der Verschiedenheit der Standorte der Spezies. Er schreibt (p. 51): „daß diejenigen Formen, die als extremste Trockenbewohner angesehen werden können, *arvense, pratense*, Zylinderendodermis, die weniger gute Abgrenzung der Leitungsbahnen,

besitzen, während ausgesprochenen Wasserformen, die mit einem wechselnden Wasserstand zu rechnen haben, die für ihre Verhältnisse wahrscheinlich wertvollere Leitbündelendodermis eigentümlich ist (*limosum*).“

Literatur zu III:

de Bary, 1877; Bower, 1903; — —, 1913; Browne, 1912; Campbell, 1905; Engler u. Prantl, 1902; Gwynne-Vaughan, 1901 III; Jeffrey, 1899; Lotsy, 1909; Pfitzer, 1867/68; Plaut, 1909; Russow, 1873; van Tieghem, 1890 I.

III a. Die ontogenetische Entwicklung der Leitungssysteme der Equisetales.

Die ontogenetische Entwicklung bei den Equiseten ist nur mangelhaft untersucht, da die Beschaffung des Materials mit zu großen Schwierigkeiten verbunden ist. Die einzige Angabe über das Leitungssystem in den jungen Equiseten macht de Bary (1877, p. 289). Darnach besitzen die Equiseten zunächst einen axilen Strang, wie er auch bei den Keimpflanzen der übrigen Pteridophyten vorkommt. Es ist also noch zu untersuchen, wie das Leitbündel in den untersten Internodien gebaut ist und wie der Übergang zu den späteren Internodien mit einem Bündelrohr stattfindet.

IV. Beschreibung des Baues der Endzustände der Leitungsbahnen bei den Lycopodiales.

1. Lycopodiaceae.

Bei allen Spezies der Lycopodiaceen besteht das Leitungssystem aus einem axialen Leitbündel. Der Bau dieses Leitbündels ist bei den verschiedenen biologischen Gruppen verschieden. Eine Endodermis kommt in keinem Falle vor (Mager, 1907, p. 33).

1. Die epiphytischen Formen besitzen ein relativ dünnes Leitbündel, in dem die trachealen Elemente über die Siebröhren stark überwiegen und die letzteren nur kleine zerstreute Stränge zwischen den Tracheen bilden: z. B. *Lycopodium squarrosus* Forst., *Lyc. dichotomum* Jacq. (Jones, 1898, p. 558).

2. Bei den übrigen Formen sind die Leitbündel stärker entwickelt, ihr Durchmesser kann bis zu einem Drittel des Achsendurchmessers betragen. Die Tracheenteile der Leitbündel sind meist plattenförmig; ihre Anordnung ist von der Richtung der Sprosse abhängig:

a) In den aufrechten Formen (z. B. *Lycopodium Selago*, *L. serratum* Thunb.) und in den aufrechten Sprossen der kriechenden Formen (z. B. *L. inundatum*, *L. clavatum*) sind die Tracheenteile radial gelagert; dabei können sie sich in der Mitte der Leitbündel vereinigen, so daß die Siebteile voneinander getrennt sind (*L. serratum* Thunb.), oder sie sind wenigstens teilweise isoliert, so daß eine Verschmelzung mehrerer Siebteile zustande kommt (*L. annotinum* L.).

b) In kriechenden Sprossen sind die Tracheenteile parallel zueinander und annähernd oder vollkommen horizontal angeordnet (*L. volubile* Forst.).

c) Schließlich kommt es noch vor, daß die Tracheen kleine Tracheenzüge bilden und diese über den ganzen Leitbündelquerschnitt unregelmäßig verteilt sind. Der Raum zwischen den Tracheenzügen wird dann durch die Siebelemente ausgefüllt.

Der Verlauf der Tracheenstränge im Leitbündel und die Verbindungen zwischen ihnen sind noch nicht untersucht¹⁾.

Abweichend von den Leitbündeln der Lycopodien ist das primitive Leitbündel von *Phylloglossum* gebaut; es besitzt nur einen Tracheenteil und ist zunächst ein Zylinderbündel (de Bary, 1877, p. 291). In späteren Stadien kann dieses sich zu einem Rinnenbündel umgestalten. Siebröhren sind nicht vorhanden (Wernham, 1910, p. 342).

Literatur über die Lycopodiaceen:

de Bary, 1877; Boodle, 1900 I; Bower, 1908; —, 1913; Campbell, 1905; Engler-Prantl, 1902; Hill, 1914; Jeffrey, 1901; Jones, 1898; —, 1905; Lotsy, 1909; Mager, 1907; Russow, 1873; Wernham, 1910; Wigglesworth, 1907.

2. Selaginellaceae.

Die Selaginellen sind bezüglich ihres Leitbündelverlaufs nur mangelhaft bekannt, da im allgemeinen nur die Querschnittsbilder untersucht sind. Im groben sind freilich auch die Leitbündel in ihrem Verlauf verfolgt, und darnach ist es wahrscheinlich, daß nur an den Zweigansatzstellen Bündelverbindungen vorliegen. Die Ausbildung dieser Verbindungen scheint aber sogar innerhalb der einzelnen Spezies sehr zu schwanken (vgl. Gibson, 1894, Taf. X, Fig. 43).

Bei der Beschreibung der Selaginellen muß ich mich demnach einstweilen auf die Verhältnisse in den Abschnitten der Achse

¹⁾ Diese Verhältnisse sollen demnächst im Marburger Botanischen Institut untersucht werden.

zwischen zwei Verzweigungsstellen beschränken, wie sie aus Querschnittsbildern zu erkennen sind. Es sind dann zwei Haupttypen zu unterscheiden ¹⁾:

Typus I.

Das Leitbündelsystem besteht aus einem einzigen Leitbündel, das von einer Endodermis umgeben ist; es ist also in diesen Pflanzen auch Peridrom und Zentralzylinder ausgebildet.

Dabei kann das Leitbündel erstens ein bikonzentrisches Rohrbündel sein wie z. B. im Rhizom von *Selaginella Lyallii* Spring. (Gibson, 1894, p. 194, Taf. XII, Fig. 93; Engler-Prantl, 1902, p. 636, Fig. 395). Oder es ist ein konzentrisches Leitbündel mit zylindrischem bis plattenförmigem Tracheenteil: kriechende und aufrechte Triebe von *S. selaginoides* (Engler-Prantl, 1902, p. 636), aufrechte Triebe von *S. Braunii* Baker (Gibson, 1894, p. 195; Engler-Prantl, 1902, p. 637); ein typisch bandförmiges Leitbündel besitzt *S. Martensii* Spr. (Gibson, 1894, p. 195; Engler-Prantl, 1902, p. 637).

Typus II.

Das Leitbündelsystem besteht aus zwei oder mehreren Leitbündeln, die von Leitbündelendodermen umgeben sind; eine Differenzierung in Peridrom und Zentralzylinder liegt nicht vor.

Die Leitbündel sind konzentrisch und besitzen einen ebenen oder schwach gewölbten, plattenförmigen Tracheenteil; sie sind also Zwischenformen zwischen konzentrischen Zylinderbündeln und konzentrischen Rinnenbündeln. Ihre Zahl und Anordnung ist bei den einzelnen Spezies annähernd konstant.

Als Spezialfälle kommen vor:

Zwei seitlich gestellte, neben der Mittellinie verlaufende Leitbündel, z. B. bei *S. Galeottii* Spr. (de Bary, 1877, p. 293; Gibson, 1894, p. 195; Engler-Prantl, 1902, p. 637).

Zwei mediane (ein dorsales und ein ventrales) Leitbündel, z. B. bei den kriechenden Trieben von *S. Braunii* Baker (Gibson, 1894, p. 195; Engler-Prantl, 1902, p. 637).

¹⁾ Gibson unterscheidet 8 Typen, indem er Spezialfälle (besonders der Zahl und Form der Leitbündel) und Kombinationen von verschiedenen in verschiedenen Teilen der Achsen vorkommenden Spezialfällen als Typen hinstellt (siehe Gibson, 1894; Engler-Prantl, 1902, p. 636 ff.).

Drei Leitbündel, ein dorsales, ein medianes und ein ventrales, z. B. bei *S. uncinata* Spr. (Gibson, 1894, p. 195; Engler-Prantl, 1902, p. 638).

Drei ein Dreieck bildende Leitbündel (de Bary, 1877, p. 293).

Vier primäre und einige akzessorische Leitbündel, z. B. bei den aufrechten Trieben von *S. Lyallii* Spr. (Gibson, 1894, p. 194; Engler-Prantl, 1902, p. 636).

Bemerkenswert ist noch, daß alle Leitbündel der Selaginellen beider Typen kein Tracheenteilparenchym enthalten, daß also die Tracheenteile immer nur aus einem großen Tracheenstrang bestehen.

Literatur über die Selaginellaceen:

de Bary, 1877; Bower, 1908; — —, 1913; Braun, 1866; Campbell, 1905; Engler-Prantl, 1902; Gibson, 1894; Lotsy, 1909; Mager, 1907; Russow, 1873; Vladescu, 1889.

IV a. Die ontogenetische Entwicklung der Leitungssysteme der Lycopodiales.

Die ontogenetische Entwicklung des Leitbündelsystems der Lycopodien ist aus dem gleichen Grunde wie bei den Equiseten kaum untersucht worden. Nach Wigglesworth (1907, p. 228) enthalten die jungen Pflanzen in ihrem Leitbündel zunächst nur einen einzigen Tracheenstrang.

Die Ontogenie der Leitungsbahnen der Selaginellen ist gar nicht bekannt¹⁾.

V. Die Leitungsbahnen der Psilotales.

1. Das Leitungssystem von *Psilotum* besteht aus einem (nicht ganz typisch ausgebildeten radialen) Leitbündel. Der Tracheenteil des Leitbündels wird von einem einzigen Tracheenstrang gebildet, an dessen Oberfläche 2—8 Kanten vorspringen; der Raum zwischen je zwei Kanten wird durch Parenchym und einige wenige Siebröhren ausgefüllt. An die Blätter werden bei *Psilotum* keine Blattspursstränge abgegeben; doch besteht wahrscheinlich eine Beziehung zwischen den Kanten des Tracheenteiles und den Blattinsertionen. Bei *Psilotum flaccidum* ist der Tracheenteil zuweilen bandförmig abgeflacht.

Zur Entwicklungsgeschichte dieses Systems ist nur zu bemerken, daß die Erstlingstracheen in der Mitte, die später ausgebildeten Tracheen zerstreut an der Peripherie liegen.

¹⁾ Sie soll demnächst im Marburger Botanischen Institut untersucht werden.

Tmesipteris besitzt in dem Rhizom ein konzentrisches Rohrbündel. Das Mark ist so dünn, daß man das Leitbündel fast als Zylinderbündel bezeichnen könnte. In der oberirdischen Achse ist das Rohrbündel weiter; das Mark nimmt einen größeren Raum ein, und der Tracheenteil bildet kein kontinuierliches Rohr, sondern der Zusammenhang ist durch Parenchym gelockert.

Eine Endodermis ist nach Mager (1907, p. 45) bei allen Psilotales vorhanden.

Beispiele und Literatur:

Über *Psilotum triquetrum*: Russow, 1873, p. 131; de Bary, 1877, p. 291, 362; Boodle, 1904, p. 48—49.

Über *Psilotum flaccidum*: Stiles, 1910, p. 375 ff.

Über *Tmesipteris*: Russow, 1873, p. 132; de Bary, 1877, p. 362; Sykes 1908, p. 63 ff.

VI. Die Leitungsbahnen der Isoetales.

Das Leitungssystem der Isoetales besteht vor Eintritt des sekundären Dickenwachstums aus einem axilen konzentrischen Zylinderbündel. Der Tracheenteil ist im unteren Teile der Achse dreikantig und wird nach oben zu rund; im Siebteil sind die Siebelemente nicht ganz typisch entwickelt. Das Leitbündel gibt Blattspuren ab. Die Isoetales haben also ein dem Typus I der Filicales entsprechendes Leitungssystem.

In älteren Pflanzen tritt sekundäres Dickenwachstum ein, indem sich um den primären Tracheenteil ein Cambium bildet, welches nach innen sekundäre Tracheiden und nach außen Parenchym bildet (de Bary [1877, p. 641]).

Nach Mager (1907, p. 50) ist eine Endodermis vorhanden.

Literatur über die Isoetales:

de Bary, 1877, p. 289, 361, 641; Engler-Prantl, 1902, p. 759 ff.; Mager, 1907, p. 50; Russow, 1873, p. 139; Scott u. Hill, 1900, p. 413 ff.

VII. Literatur über die Leitungsbahnen der Achsen der Pteridophyten.

- 1) Allison, H. E., On the Vascular Anatomy of the Rhizom of *Platyserium*. The New Phytologist XII, p. 311—321. London 1913.
- 2) de Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.
- 3) Bäsecke, P., Beiträge zur Kenntnis der physiologischen Scheiden der Filicinen-Achsen und -Wedel sowie über den Ersatz des Korkes bei den Filicinen. Botanische Zeitung, Bd. 66, p. 25—88. Leipzig 1908. Auch Dissertation Marburg.

- 4) **Boodle, L. A.**, On Some Points in the Anatomy of the Ophioglosseae. *Annals of Botany* XIII, p. 377. London 1899.
- 5) —, On the Structure of the Stem in Two Species of *Lycopodium*. *Annals of Botany* XIV, p. 315—317. London 1900.
- 6) —, Comparative Anatomy of the Hymenophyllaceae, Schizaeaceae and Gleicheniaceae. I. On the Anatomy of the Hymenophyllaceae. *Annals of Botany* XIV, p. 455. London 1900.
- 7) —, —. II. On the Anatomy of the Schizaeaceae. *Annals of Botany* XV, p. 359—422. London 1901.
- 8) —, —. III. On the Anatomy of the Gleicheniaceae. *Annals of Botany* XV, p. 703—747. London 1901.
- 9) —, —. IV. Further Observations on *Schizaea*. *Annals of Botany* XVII, p. 511—537. London 1903.
- 10) —, Secondary Tracheides in *Psilotum*. *The New Phytologist* III, p. 48—49. London 1904.
- 11) **Boodle, L. A.** and **Hiley, W. E.**, On the Vascular Structure of Some Species of *Gleichenia*. *Annals of Botany* XXIII, p. 419—432. London 1909.
- 12) **Bower, F. O.**, *Ophioglossum simplex*. *Annals of Botany* XVIII, p. 205—216. London 1904.
- 13) —, The Origin of the Land Flora. London 1908.
- 14) —, On the Primary Xylem, and the Origin of Medullation in the Ophioglossaceae. *Annals of Botany* XXV, p. 537—553. London 1911.
- 15) —, On the Medullation in the Pteridophyta. *Annals of Botany* XXV, p. 555—574. London 1911.
- 16) —, Im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften“, Bd. III, p. 912—991. Farne im weitesten Sinne. *Pteridophyta*. Jena 1913.
- 17) **Braun**, Über die Gattung *Selaginella*. *Monatsberichte der königl. preuß. Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 1865, p. 185—209. Berlin 1866.
- 18) **Brebner, G.**, On the Anatomy of *Danaea* and Other Marattiaceae. *Annals of Botany* XV, p. 777. London 1901.
- 19) —, On the Anatomy of *Danaea* and Other Marattiaceae. *Annals of Botany* XVI, p. 517. London 1902.
- 20) **Browne, I. M. P.**, Contributions to Our Knowledge of the Anatomy of the Cone and Fertile Stem of *Equisetum*. *Annals of Botany* XXVI, p. 663—703. London 1912.
- 21) **de Bruyn, H.**, The Ontogenetic Development of the Stele in Two Species of *Dipteris*. *Annals of Botany* XXV, p. 761—772. London 1911.
- 22) **Campbell, D. H.**, The Structure and Development of Mosses and Ferns. New York 1905.
- 23) **Chandler, S. E.**, On the Arrangement of the Vascular Strands in the „Seedlings“ of Certain Leptosporangiate Ferns. *The New Phytologist* III, p. 123—125. London 1904.
- 24) —, On the Arrangement of the Vascular Strands in the „Seedlings“ of Certain Leptosporangiate Ferns. *Annals of Botany* XIX, p. 365—410. London 1905.
- 25) **Chaueaud, G. L.**, Sur la passage de la structure alterne à la structure concentrique avec liber externe. *Bulletin de la Soc. botan.* 55, p. 386—391. Paris 1908.
- 26) **Compton, R. H.**, The Anatomy of *Matonia sarmentosa* Baker. *The New Phytologist* VIII, p. 299—310. Cambridge 1909.
- 27) **Engler-Gilg**, Syllabus der Pflanzenfamilien. 7. Aufl. Berlin 1912.
- 28) **Engler, A.** und **Prantl, K.**, Die natürlichen Pflanzenfamilien, I. Teil, Abt. 4. Leipzig 1902.

- 29) **Farmer, I. B.**, On *Isoetes lacustris* L. Annals of Botany V, p. 37—62. London 1890/91.
- 30) **Farmer, I. B.** and **Freeman, W. G.**, On the Structure and Affinities of *Helminthostachys zeylanica*. Annals of Botany XIII, p. 421—445. London 1899.
- 31) **Farmer, I. B.** and **Hill, T. G.**, On the Arrangement and Structure of the Vascular Strands in *Angiopteris evecta*, and Some Other Marattiaceae. Annals of Botany XVI, p. 371—402. London 1902.
- 32) **Faull, J. H.**, The Anatomy of the Osmundaceae. Botanical Gazette, 32, p. 381—420. Chicago 1901.
- 33) —, The Stele of *Osmunda cinnamomea*. Transact. Canad. Institut III. 1909.
- 34) **Ford, S. O.**, The Anatomy of *Ceratopteris thalictroides*. Annals of Botany XVI, p. 95—121. London 1902.
- 35) **Gerresheim, E.**, Über den anatomischen Bau und die damit zusammenhängende Wirkungsweise der Wasserbahnen in Fiederblättern der Dikotyledonen. Bibliotheca botanica, Heft 81. Stuttgart 1912. Auch Dissertation Marburg.
- 36) **Gibson, R. J. H.**, Contributions towards a Knowledge of the Anatomy of the Genus *Selaginella*. Part. I. Annals of Botany VIII, p. 133—206. London 1894.
- 37) **Giesenhagen, C.**, Die Hymenophyllaceen. Flora 73, p. 411—464. Marburg 1890.
- 38) —, Über hygrophile Farne. Flora 76, p. 157—181. Marburg 1892.
- 39) **Gwynne-Vaughan, D. T.**, Observations of the Anatomy of Solenostelic Ferns: I. *Loxsona*. Annals of Botany XV, p. 71—98. London 1901.
- 40) —, Some Observations upon the Vascular Anatomy of the Cyatheaceae. Annals of Botany XV, p. 776. London 1901.
- 41) —, Remarks upon the Nature of the Stele of *Equisetum*. Annals of Botany XV, p. 774. London 1901.
- 42) —, On an Unexplained Point in the Anatomy of *Helminthostachys zeylanica*. Annals of Botany XVI, p. 170—173. London 1902.
- 43) —, Observations on the Anatomy of Solenostelic Ferns. Part II. Annals of Botany XVII, p. 689—742. London 1903.
- 44) —, On the Possible Existence of the Fern Stem having the Form of a Lattice-work Tube. The New Phytologist IV, p. 211—216. London 1905.
- 45) —, On the Anatomy of *Archangiopteris Henryi* and Other Marattiaceae. Annals of Botany XIX, p. 259—271. London 1905.
- 46) —, Some Remarks on the Anatomy of the Osmundaceae. Annals of Botany XXV, p. 525—536. London 1911.
- 47) **Hill, J. B.**, The Anatomy of Six Epiphytic Species of *Lycopodium*. Botanical Gazette LVIII, p. 61—85. Chicago 1914.
- 48) **Jeffrey, E. C.**, The Development, Structure and Affinities of the Genus *Equisetum*. Mem. Bost. Soc. Nat. Hist. V, Nr. 5, p. 155—190. 1899.
- 49) —, The Anatomy and Development of the Stem in the *Pteridophyta* and *Gymnosperms*. Annals of Botany XV, p. 779. London 1901.
- 50) —, The Structure and Development of the Stem in the *Pteridophyta* and *Gymnosperms*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B, 195, p. 119—146. London 1903.
- 51) **Jones, C. E.**, The Anatomy of the Stem of Species of *Lycopodium*. Annals of Botany XII, p. 558—559. London 1898.
- 52) —, The Morphology and Anatomy of the Genus *Lycopodium*. Transact. Linn. Soc. 1905.
- 53) **Jossa, M.**, Le développement de l'appareil conducteur dans les rhizomes des Osmundacées et Gleicheniacées. Univ. de Genève, Inst. Bot. 8. sér. Bd. XII, p. 1—42. Genf 1914.

- 54) **Kühn, R.**, Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefäßkryptogamen. Flora 72, p. 457—504. Marburg 1889.
- 55) **Lachmann, P.**, Recherches sur la morphologie et l'anatomie des Fougères. Comptes rendus 101, p. 603 ff. Paris 1885.
- 56) **Lang, W. H.**, On the Interpretation of the Vascular Anatomy of the Ophioglossaceae. Mem. and Proc. Manchester Lit. and Philos. Soc. LVI, Nr. 12, p. 1—15. Manchester 1912.
- 57) —, Studies in the Morphology and Anatomy of the Ophioglossaceae, I. Annals of Botany XXVII, p. 203—242. London 1913.
- 58) **Leclerc du Sablon**, Recherches sur la tige des Fougères. Annales des sciences naturelles, Botanique, 7. sér., Bd. 11, p. 1—16. Paris 1890.
- 59) **Lotsy, J. P.**, Vorträge über botanische Stammesgeschichte, Bd. II. Jena 1909.
- 60) **Mager, H.**, Beiträge zur Anatomie der physiologischen Scheiden der Pteridophyten. Bibliotheca botanica, Heft 66. Stuttgart 1907. Auch Dissertation Marburg.
- 61) **Mettenius, C.**, Über den Bau von *Angiopteris*. Abhandlungen der math.-phys. Klasse der königl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften, Bd. VI, p. 499—570. Leipzig 1864.
- 62) —, Über die Hymenophyllaceen. Abhandlungen der math.-phys. Klasse der königl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften, Bd. VII, p. 401—504. Leipzig 1865.
- 63) **Meyer, Fr. J.**, Die Stelärtheorie und die neuere Nomenklatur zur Beschreibung der Wasserleitungsabnngen der Pflanzen. Beihefte z. Botan. Centralbl., Bd. XXXIII, p. 129—168. Dresden 1916.
- 64) **Petry, L. C.**, The Anatomy of *Ophioglossum pendulatum*. Botanical Gazette LVII, p. 169—192. Chicago 1914.
- 65) **Pfitzer, E.**, Über die Schutzscheide der deutschen Equiseten. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. VI, p. 297—362. Leipzig 1867/68.
- 66) **Plaut, M.**, Untersuchungen über die physiologischen Scheiden der Gymnospermen, Equiseten und Bryophyten. Dissertation Marburg, 1909.
- 67) **Poirault**, Recherches sur les Cryptogames vasculaires. Annales des sciences naturelles, Botanique, sér. VII, t. 18, p. 113. Paris 1893.
- 68) **Potonié, H.**, Über die Zusammensetzung der Leitbündel bei den Gefäßkryptogamen. Jahrbücher des Königl. botanischen Gartens und botanischen Museums zu Berlin, II, 1883, p. 36. Berlin 1883.
- 69) **Prantl, K.**, Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptogamen. Heft I. Die Hymenophyllaceen. Leipzig 1875.
- 70) —, —. Heft II. Die Schizaeaceen. Leipzig 1881.
- 71) **Rippel, A.**, Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Wasserbahnen der Dikotylenblätter mit besonderer Berücksichtigung der handnervigen Blätter. Bibliotheca botanica, Heft 82. Stuttgart 1913. Auch Dissertation Marburg.
- 72) **Russow, E.**, Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen . . . Mem. de l'Acad. imp. des sci. de St. Pétersburg, 7. sér., t. 19, p. 1—207. St. Petersburg 1873.
- 73) **Scott, D. H.** und **Hill, T. G.**, The Structure of *Isoetes Hystrix*. Annals of Botany XIV, p. 413—454. London 1900.
- 74) **Seward, A. C.**, On the Structure and Affinities of *Matonia pectinata* R. Br., Philosophical Transactions, Ser. B, vol. 191, p. 171—208. London 1899.
- 75) —, The Structure and Affinities of *Matonia pectinata*. Annals of Botany XIII, p. 319—320. London 1899.
- 76) **Seward, A. C.** und **Dale**, Structure and Affinities of *Dipteris*. Philosophical Transactions, Ser. B, vol. 194, p. 487—513. London 1911.

- 77) *Seward, A. C. and Ford*, The Anatomy of *Todea* with Notes on the Geological History and Affinities of the Osmundaceae. Trans. Linn. Soc. Bot., Ser. 2, vol. VI. 1903.
- 78) *Shove, R. F.*, On the Structure of the Stem of *Angiopteris evecta*. Annals of Botany XIV, p. 497—525. London 1900.
- 79) *Sinnot, E. W.*, Foliar Gaps in the Osmundaceae. Annals of Botany XXIV, p. 107—118. London 1910.
- 80) *Stiles, W.*, The Structure of the Aerial Shoots of *Psilotum flaccidum*. Annals of Botany XXIV, p. 373—387. London 1910.
- 81) *Sykes, M. G.*, The Anatomy and Morphology of *Tmesipteris*. Annals of Botany XXII, p. 63—89. London 1908.
- 82) *Tansley, A. G.*, Lectures on the Evolution of the Filicinean Vascular System. The New Phytologist VI, VII. Cambridge 1907, 1908.
- 83) *Tansley, A. G. and Chick, E.*, On the Structure of *Schizaea maccallana*. Annals of Botany XVII, p. 493—510. London 1903.
- 84) *Tansley, A. G. and Lulham, R. B.*, On a New Type of Fernstele, and its Probable Phylogenetic Relations. Annals of Botany XVI, p. 157—164. London 1902.
- 85) —, —, The Vascular System of the Rhizom and Leaf-trace of *Pteris aquilina* L. and *Pteris incisa* Thunb. var. *integrifolia* Beddome. New Phytologist III, p. 1—17. London 1904.
- 86) —, —, A Study of the Vascular System of *Matonia pectinata*. Annals of Botany XIX, p. 475—519. London 1905.
- 87) *Terletzki, P.*, Anatomie der Vegetationsorgane von *Struthiopteris germanica* Willd. und *Pteris aquilina* L. Pringsheim's Jahrbücher, Bd. 15, p. 452. 1884.
- 88) *Thomas, E.*, Some Points in the Anatomy of *Acrostichum aureum*. The New Phytologist IV, p. 175—188. London 1905.
- 89) *van Tieghem, Ph.*, Remarques sur la structure de la tige des Prêles. Journal de Botanique, Bd. 4, p. 365—373. Paris 1890.
- 90) —, Remarques sur la structure de la tige des Ophioglossées. Journal de Botanique, Bd. 4, p. 405—410. Paris 1890.
- 91) *Trécul*, Observations sur la structure du système vasculaire dans le genre *Davallia*, et en particulier dans le *Davallia repens*. Comptes rendus, t. 101, p. 1453 ff. Paris 1885.
- 92) *Vladescu*, Communication préliminaire sur la structure de la tige des Sélaginelles. Journal de Botanique, Bd. 3, p. 261—266. Paris 1889.
- 93) *Wernham, H. F.*, The Morphology of *Phylloglossum Drummondii*. Annals of Botany XXIV, p. 335—347. London 1910.
- 94) *Wigglesworth, G.*, Notes on the Rhizome of *Matonia pectinata* R. Br. The New Phytologist I, p. 157—160. London 1902.
- 95) —, The Young Sporophytes of *Lycopodium complanatum* and *Lycopodium clavatum*. Annals of Botany XXI, p. 211—234. London 1907.
- 96) *Zenetti, P.*, Das Leitungssystem im Stamm von *Osmunda regalis* L. und dessen Übergang in den Blattstiel. Botanische Zeitung 1895, p. 53 ff.

II. Teil.

**Ergebnisse der Arbeiten über den Bau und die Ontogenie
der Leitungssysteme in den vegetativen Achsen
der Gymnospermen.****I. Vorbemerkungen.**

Die Leitungsbahnen der Gymnospermen sind in ihrer ontogenetischen Entwicklung und im definitiven Bau untersucht worden. Die Arbeiten, welche den endgültigen primären Bau und die sekundären Verdickungen behandeln, reichen aus, ein in den wichtigsten Punkten klares Bild zu geben; die Untersuchungen über die Keimpflanzen sind dagegen noch lückenhaft.

Bei meiner Darstellung werde ich zuerst die Keimpflanzen aller Gymnospermen gemeinsam behandeln, da Vertreter verschiedener Klassen gleiche Keimpflanzenstruktur zeigen und andererseits auch Vertreter der gleichen Klasse verschiedenen Bau besitzen. Es schien mir deshalb eine gesonderte Darstellung der Keimpflanzen der vier Klassen nicht zweckmäßig.

Bei der Besprechung des primären Baues der epikotylen Achse und des sekundären Dickenwachstums werde ich dagegen die einzelnen Klassen trennen müssen, weil zwischen ihnen wichtige Unterschiede bestehen. Ich werde mich, wie im vorigen Teile dieser Arbeit, bei der Reihenfolge der Besprechung nach dem Engler'schen Systeme (Syllabus, Aufl. von 1912) richten.

II. Die Leitungsbahnen der Keimpflanzen der Gymnospermen.

Bei den Keimpflanzen der Gymnospermen haben wir vier Typen zu unterscheiden. Alle sind gegenüber dem Farnkeimpflanzentypus wesentlich dadurch charakterisiert, daß schon im hypokotylen Gliede ein Bündelrohr auftritt. Die Verschiedenheit der vier Typen liegt erstens in dem Übergang von dem radialen Wurzeleitbündel zum Bündelrohr, und zweitens enthalten sie teilweise Bündelverbindungen, zum größeren Teil aber nicht.

Zwischen der Zahl der Tracheen- und Siebteile in der Wurzel und der Zahl der Leitbündel des hypokotylen Gliedes besteht nicht immer — wie wir es später bei den Angiospermen sehen werden — einfaches bestimmtes Verhältnis. Für die Coniferen, bei denen die Beziehungen zwischen der Zahl der Tracheen- und Siebteile des Wurzeleitbündels und der Zahl der Keimblätter und Keimblattleit-

bündel konstant zu sein scheinen, gibt Dangeard (1890, p. 253—254) an, daß folgende Fälle vorkommen:

1. Die Wurzel enthält zwei Tracheenteile und zwei Siebteile, der Keimling besitzt zwei Keimblätter (*Taxus bacchata*, *Biota pendula*, *Biota orientalis*, *Abies canadensis*, *Actinostrobus pyramidalis*, *Cupressus funebris* usw.), oder bei denselben Spezies und anderen kommen drei Tracheenteile und drei Siebteile und drei Keimblätter vor.

2. Die Wurzel enthält n (> 2) Tracheenteile, der Keimling besitzt $2n$ Keimblätter. Jeder Tracheenteil gabelt sich also, ebenso jeder Siebteil. $\frac{6}{3}$ *Larix europaea*, *Abies alba*; $\frac{8}{4}$, $\frac{10}{5}$, $\frac{12}{6}$, $\frac{14}{7}$, *Picea*, *Pinus pinea*, *Pinus canadensis*, *Pinus laricio*, *Pinus excelsa*. In Ausnahmefällen kommt es vor, daß die Zahl der Keimblätter und somit auch die der Keimblattleitbündel nicht $2n$, sondern $2n-1$ oder $2n+1$ beträgt ($\frac{5}{3}$, $\frac{7}{4}$, $\frac{9}{5}$, $\frac{13}{7}$; $\frac{7}{3}$, $\frac{9}{4}$, $\frac{11}{5}$, $\frac{13}{6}$, $\frac{15}{7}$).

Stets kommen innerhalb einer Spezies bei verschiedenen Individuen Unterschiede bezüglich der Zahl der Tracheenteile des Wurzelleitbündels und die Zahl der Kotyledonen vor.

Typus I. Die Leitbündel bilden im ganzen hypokotylen Gliede ein Bündelrohr.

Die Leitbündel sind kollateral, ihre Zahl ist sehr verschieden; z. B. *Juniperus* besitzt nur zwei Keimblattleitbündel; *Ginkgo biloba* desgleichen, aber außerdem sind bei ihm schon zwei Leitbündel für das epikotyle Glied ausgebildet; demgegenüber haben viele *Pinus*-Arten entsprechend der großen Zahl von Keimblättern sehr zahlreiche Leitbündel.

In der Wurzel ist die Zahl der Tracheenstränge entweder größer oder gleich oder kleiner als die Zahl der Keimblattleitbündel. Im ersten Falle (z. B. *Ginkgo*, Hill und de Fraine, 1909 II, p. 433 ff.) verschmelzen beim Übergange von der Wurzel zum hypokotylen Gliede einzelne Tracheenteile miteinander. Im zweiten Falle (z. B. *Juniperus*, Hill und de Fraine, 1908, p. 696 ff.) laufen die Tracheenteile ohne Veränderung (abgesehen von einer Drehung, durch welche die Erstlingstracheen von außen nach innen gelangen) durch, die Siebteile des radialen Leitbündels dagegen teilen sich in zwei Teile und die Hälften legen sich je an einen benachbarten Tracheenteil an. Im dritten Falle (z. B. *Larix*, Hill und de Fraine, 1909 I, p. 210 ff.)

spalten sich einige oder alle Tracheen- und Siebteile beim Eintritt in das hypokotyle Glied oder in diesem und legen sich dann zu kollateralen Leitbündeln zusammen.

Beispiele:

Cycadales: *Encephalartos*.

Ginkgoales: *Ginkgo*.

Coniferae: *Podocarpus*, *Taxus*, *Cephalotaxus*, *Araucaria*, *Abies*, *Larix*, *Cupressus*, *Juniperus*, ein Teil der Gattung *Pinus*.

Literatur:

Chick, 1903; Dangeard, 1892; Hill und de Fraine, 1908; —, 1909 I; —, 1909 II; Seward und Gowan, 1900; Shaw, 1909; Sprecher, 1907.

Dieser Typus unterscheidet sich von den nun zu besprechenden Typen vornehmlich dadurch, daß bei ihm nirgends Verbindungen zwischen den einzelnen Tracheensträngen bestehen, sondern alle Stränge von der Wurzel bis in das epikotyle Glied isoliert hindurchlaufen. In den folgenden Typen verschmelzen entweder in einer bestimmten Zone alle Tracheenstränge oder es werden Strangverbindungen angelegt.

Typus II. Das radiale Leitbündel der Wurzel geht am Grunde des hypokotylen Gliedes in ein konzentrisches Zylinderbündel über, dieses löst sich dann in ein Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln auf.

Beim Übergang vom konzentrischen Zylinderbündel zum Bündelrohr teilt sich zuerst das Zylinderbündel in einige Sektoren, und diese spalten sich dann wieder in zwei oder mehrere Teile, bis das Bündelrohr in der für die betreffende Spezies charakteristischen Weise ausgebildet ist.

Wie weit die Bildung des Zylinderbündels für den Zusammenhang der Tracheenteile von Bedeutung ist, ist noch nicht untersucht. Es ist noch festzustellen, ob sich die Tracheenteile des radialen Wurzeleitbündels nur einander nähern, aber durch Tracheenteilparenchym voneinander getrennt bleiben — dann würde dieser Typus mit dem ersten zusammenfallen — oder ob zwischen ihnen irgendwelche Strangverbindungen angelegt werden, so daß also der Tracheenteil des Zylinderbündels in seiner physiologischen Wirkungsweise als einheitlich zu betrachten wäre.

Beispiele:

Cycadales: *Macrozamia*, *Bowenia*.

Literatur:

Hill und de Fraine, 1909 II; Pearson, 1898.

Typus III. Das radiale Leitbündel der Wurzel geht am Grunde des hypokotylen Gliedes in ein konzentrisches Rohrbündel über, dieses löst sich durch Spaltung in Sektoren in ein Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln auf.

Wie beim Typus II ist auch hier der innere Zusammenhang des Tracheenteiles in der Rohrbündelzone noch nicht genügend untersucht worden. Nach den Angaben von Hill und de Fraine scheint aber kein enger Zusammenhang zwischen den Tracheen, welche aus verschiedenen Tracheenteilen des Wurzeleitbündels stammen, zu bestehen; wenigstens bei einigen Gattungen (besonders *Picea*, Hill und de Fraine, 1909 I, p. 195) wird wahrscheinlich das Rohrbündel nie vollkommen geschlossen.

Beispiele:

Cycadales: *Cycas*, *Dioon*, *Microcycas*, *Stangeria*.

Coniferae: *Cedrus*, *Pinus*, *Picea*.

Literatur:

Dorety, 1909; Hill und de Fraine, 1909 I; —, 1909 II; Thiessen, 1908; van Tieghem, 1891.

Typus IV. Die Leitbündel verhalten sich wie im Typus I, aber dicht unterhalb der Kotyledonen treten zwischen den an verschiedene Kotyledonen abgehenden Leitbündeln Verbindungen auf.

An diese Querverbindungen setzen sich später die Leitbündel des epikotylen Gliedes an. Es bestehen demnach zwei Möglichkeiten:

1. Die Bündelverbindungen vermitteln normalerweise nur den Ansatz der Blattspuren aus dem epikotylen Gliede an die Keimblattspuren; dann würden die Pflanzen dieses Typus IV denen des Typus I sehr ähnlich sein, diesen nämlich im primären Keimpflanzenstadium vollkommen gleichen und sich von ihnen erst durch die Anlage der zu den Laubblättern gehörigen Leitbündel unterscheiden.

2. Die Bündelverbindungen ermöglichen einen Wassertransport von der einen Keimblattspur zur anderen; dann würde der Typus IV von I wesentlich verschieden sein.

Eine Entscheidung hierüber kann nach den bis jetzt vorliegenden Angaben nicht getroffen werden. Für die zweite Möglichkeit spricht freilich die Tatsache, daß die Bündelverbindungen nicht gleichzeitig mit den epikotylen Leitbündeln, sondern vor diesen angelegt werden.

Gnetum-Spezies enthalten viele Leitbündel (8 und mehr), die ein Bündelrohr bilden und zwischen denen Verbindungen bestehen.

Beispiele:

Gnetales: *Ephedra*, *Gnetum*, *Welwitschia*.

Literatur:

Bower, 1882; Hill und de Fraine, 1910; Lotsy, 1911; Strasburger, 1872.

III. Der primäre Bau der Leitungsbahnen der Cycadales.

In der Übersicht über die Keimpflanzenleitungssysteme der Gymnospermen fanden sich die Cycadales unter den Beispielen zu drei Typen (I, II, III); gemeinsames Charakteristikum aller war, daß in dem hypokotylen Gliede keine Bündelverbindungen vorkommen, und unterschieden wurden die drei Typen nur durch die Art des Überganges von dem radialen Wurzeleitbündel zu dem Leitungssysteme des hypokotylen Gliedes. Außer den im vorigen Kapitel berücksichtigten Keimblattspurleitbündeln enthält das hypokotyle Glied sobald die Anlagen der ersten Laubblätter entstehen, noch weitere kollaterale Leitbündel. Karsten (1856, p. 197) gibt für *Zamia muricata* an, daß diese neuen kollateralen Leitbündel sogar schon kurz nach Beginn der Keimung entstehen. Diese später angelegten Leitbündel treten in die epikotyle Achse ein und bilden in ihr ein Bündelrohr. Wann im hypokotylen Gliede das sekundäre Dickenwachstum beginnt, ist nicht bekannt; wahrscheinlich setzt es aber schon sehr früh ein bei der Entwicklung der ersten Blätter, da die sehr kleinen Leitbündel des hypokotylen Gliedes dann wohl kaum noch den an sie gestellten Ansprüchen genügen können.

Wie es bei den Farnen vom Typus IV nicht möglich war, zwischen Knoten und Internodien zu unterscheiden, so ist dies auch bei den Cycadales nicht angängig, da bei ihnen die Blätter in äußerst flachen Spiralen angeordnet sind. Das Bündelrohr der primären Achse der Cycadales ist ähnlich dem der kompliziertesten Farne. Es besteht aus offenen kollateralen Leitbündeln mit Tracheenplatten. Irgendwelche Beziehungen der in dem Bündelrohr auftretenden Bündelverbindungen zu den Blättern scheinen nicht zu bestehen, wenigstens nach den Angaben der meisten Autoren sind die Bündelverbindungen unregelmäßig verteilt (siehe besonders Mettenius 1861 und South und Compton 1908, Fig. 35). Auch an einer von mir zur Klärung einiger noch unentschiedener Fragen untersuchten *Cycas circinalis* ließen sich keinerlei Beziehungen zwischen den Maschen des Leitbündelnetzes und den Blatininsertionen feststellen. Nur Jeffrey (1903, p. 138) scheint anzunehmen, daß die Verteilung der Bündelverbindungen von den Blatininsertionen abhängig ist; er bezeichnet nämlich die Maschen des Leitbündelnetzes als „Blattlücken“.

Gleichfalls in Übereinstimmung mit den Farnen des Typus IV besitzen die Cycadales wohl alle eine äquale, also nicht in Peridrom und Zentralzylinder differenzierte Achse. Nach Plaut (1909, p. 3) kommen Endodermen in der epikotylen Achse der Cycadales nie vor, im hypokotylen Gliede ist die Ausbildung und das Vorkommen bei verschiedenen Gattungen verschieden. Eine andersartige Zentralzylindergrenze scheint auch nicht zu bestehen. Bei *Cycas circinalis* geht das außerhalb des Bündelrohres liegende Parenchym in das innerhalb über, ohne daß irgendwelche Unterschiede zwischen den Zellen bestehen. Größe, Form, Membrandicke, Stärkegehalt stimmen in allen Zellen überein.

Aus den Bündelrohre treten nach außen paarweise Leitbündel aus und laufen parallel schräg aufwärts durch das Grundgewebe (Mettenius, 1861, Taf. I, Fig. 3), bis sie einen für jede Spezies bestimmten Abstand von dem Bündelrohre erreicht haben. Dabei gabeln sich bei einigen Spezies die beiden Leitbündel in je zwei Zweige, z. B. bei *Cycas revoluta*, *Encephalartos horridus* (Mettenius, 1861, p. 568, 571). Haben die Leitbündel den bestimmten Abstand erreicht, so biegen sie derart um, daß sie in entgegengesetzter Richtung fast horizontal tangential weiter verlaufen. An der Biegungsstelle besteht zwischen den beiden Leitbündeln eine Bündelverbindung (ob Bündelverbindung im engeren Sinne oder Bündelsteg, ist unbekannt). Den tangential-horizontalen Verlauf behalten die Leitbündel auf einem Bogen von fast 180° bei, so daß sie sich auf der ihrer Austrittsstelle aus dem Bündelrohre entgegengesetzten Seite der Achse einander wieder nähern, und dann treten sie in horizontal-radialer Richtung in die Basis eines Blattes ein. Wegen dieses Verlaufes sind diese Leitbündel von früheren Autoren als „Gürtelbündel“ bezeichnet worden. Bei *Cycas revoluta* (Mettenius, 1861, p. 568, Taf. I, Fig. 1—2) durchlaufen die Leitbündel höchstens ein Drittel des peripheren Teiles des Grundgewebes und biegen dann in die horizontal-tangentiale Richtung um; nach etwa 90° haben sie die Mitte und kurz vor dem Austritt in die Blattbasis das äußerste Drittel des peripheren Grundgewebes erreicht. Ähnlich ist der Verlauf auch bei *Cycas circinalis*. Bei *Zamia muricata* (Mettenius, 1861, p. 570, Taf. III, Fig. 7) biegen die Leitbündel erst in der Mitte des peripheren Grundgewebes um und nähern sich dann bald der Stammoberfläche. Bei *Dioon edule* (Mettenius, 1861, p. 570, Taf. III, Fig. 1) verlaufen die Blattspurleitbündel schräg aufwärts bis dicht an die Peripherie der Achse und dann fast vollkommen horizontal dicht unter der Oberfläche um die Achse herum.

Die Gürtelbündel sind bei *Cycas circinalis* (und wohl auch bei den übrigen Spezies) kollateral, und zwar liegt der Siebteil fast

immer genau unter dem Tracheenteil, nur selten schräg außen oder innen unter ihm.

Vor dem Eintritt der Leitbündel in die Blattbasis wird bei den meisten Spezies, z. B. bei *Dioon edule*, *Encephalartos horridus* und *Zamia muricata* (Mettenius, 1861, Taf. III, Eig. 1, 6, 7) keine Bündelverbindung gebildet. Dagegen gibt Mettenius (1861, Taf. I, Fig. 4) eine solche für *Cycas revoluta* an. Von dieser Verbindung aus geht noch ein drittes Leitbündel in die Blattbasis. Die gleichen Verhältnisse fand ich bei *Cycas circinalis*.

Nach dem Eintritt der Leitbündel in die Blattbasis finden wiederholte Gabelungen statt (Mettenius, 1861, Taf. I, Fig. 4; Taf. III, Fig. 1).

Ein Unterschied zwischen den in Laubblätter und den in Niederblätter eintretenden Leitbündeln besteht bei den meisten Spezies nicht. Mettenius fand (1861, p. 571), daß in (jungen) Stämmen von *Cycas*, *Zamia* und *Encephalartos* die Leitbündel der Laubblattspuren und die der Niederblattspuren gleich groß sind. In einem alten Stamme von *Cycas* waren dagegen die Laubblattspurleitbündel größer als die Niederblattspurleitbündel. Bei der von mir untersuchten jungen *Cycas circinalis* (deren Stammhöhe etwa 20 cm betrug) waren die Leitbündel alle gleich groß.

Nur bei *Dioon edule* ist ein großer Unterschied zwischen den Laub- und Niederblattspurleitbündeln regelmäßig vorhanden. Stets übertreffen die Laubblattspurleitbündel die Niederblattspurleitbündel um ein Mehrfaches an Dicke, und die letzteren sind gewöhnlich sogar so dünn, daß ihr Verlauf nur mit den größten Schwierigkeiten verfolgt werden kann (Mettenius, 1861, p. 571).

Außer dem Bündelrohr und den Gürtelleitbündeln besitzen die Cycadales noch akzessorische Leitbündel innerhalb und vor allem außerhalb des Bündelrohres. Erstens treten nämlich neben den oben beschriebenen Leitbündeln aus dem Bündelrohr nach außen noch zahlreiche andere Leitbündel aus, die radial mehr oder weniger schräg aufsteigend sich an die Gürtelbündel ansetzen, also Verbindungen zwischen dem Bündelrohr und den Gürtelbündeln darstellen. Somit kommt es, daß z. B. bei *Cycas revoluta* von den das Bündelrohr verlassenden Leitbündeln auf jedes Blatt etwa 9—11 kommen.

Zweitens bestehen zwischen den einzelnen Gürtelbündeln, die in annähernd gleicher Höhe das Bündelrohr umkreisen, in den verschiedensten Richtungen Bündelverbindungen.

Drittens treten besonders in der Peripherie der älteren Achsen noch längs verlaufende Leitbündel auf, auf welche ich aber, da sie sekundär sind, erst weiter unten zurückkommen werde.

Durch die zahlreichen Bündelverbindungen zwischen dem Bündelrohr einerseits und den Gürtelbündeln andererseits und zwischen den

Gürtelbündeln unter sich werden die Gürtelbündel und das Bündelrohr zu einem eng in sich zusammenhängenden Systeme (Mettenius, 1861, Taf. II, Fig. 1).

Die physiologische Bedeutung, welche den Gürtelbündeln zukommt, ist wohl die Ernährung des dicken Stammes, der als ein großer Reservestoffbehälter betrachtet werden kann.

III a. Der sekundäre Bau der Leitungsbahnen der Cycadales.

Als sekundären Zustand hat man bei den Cycadales das Stadium bezeichnet, wo erstens das Bündelrohr sekundär verdickt und zweitens die schon oben angegebenen außerhalb des Bündelrohres längsverlaufenden Leitbündel gebildet sind.

Die sekundäre Verdickung des Bündelrohres geht in der Weise vor sich, daß die sekundären Tracheen und Siebröhren fast nur von den primären Meristemen (den Leitbündelmeristemen) gebildet werden, ohne daß die einzelnen Stränge tangential sehr verbreitert werden. Die zusammengehörigen Tracheen- und Siebstränge entsprechen also genau den kollateralen Leitbündeln des primären Bündelrohres. Die Maschen des von den primären Leitbündeln gebildeten röhrenförmigen Netzes bleiben als mehr oder weniger breite Markstrahlen bestehen. In ihnen entsteht kein Meristem, sondern ihre Zellen strecken sich entsprechend der Verdickung der Leitbündel in radialer Richtung, nur zuweilen teilen sie sich auch in dieser Richtung.

Dieser als normal anzusehende Verlauf des sekundären Dickenwachstums findet sich bei den Gattungen *Zamia*, *Dioon*, *Stangeria*, *Ceratozamia* und wahrscheinlich auch *Microcycas* (Mohl, 1845, p. 197; de Bary, 1877, p. 629; South und Compton, 1908, p. 223 ff.; Lotsy, 1909, p. 736 ff.).

Bei einigen Gattungen (*Cycas*, *Macrozamia*, *Encephalartos*, *Bowenia*) arbeiten die Meristemzonen der Leitbündel nur eine beschränkte Zeit; und dann wird außerhalb des normalen Rohrbündels ein anormales Cambium angelegt, welches ein zweites, das normale Bündelrohr umschließendes Bündelrohr bildet. Auch dieses Cambium arbeitet nur beschränkte Zeit, und, wenn es seine Tätigkeit eingestellt hat, entsteht außerhalb des zweiten (anormalen) Bündelrohres ein neues Cambium. Auf diese Weise können bis zu 12 Cambien gebildet werden. Das Leitungssystem dieser Cycadeen besteht also aus mehreren einander umschließenden Bündelrohren. Einzelne Cambien können unter Umständen stellenweise unterbrochen sein, so daß aus ihnen kein vollkommen geschlossenes Bündelrohr hervorgeht (Miquel, 1844, p. 133 ff.; Lestiboudois, 1860, p. 654; de Bary, 1877, p. 629; Strasburger, 1891, p. 151 ff.; Worsdell, 1896, p. 609; Lotsy, 1909, p. 738).

Nach Costantin und Morot (1885, p. 175) bestehen zwischen dem normalen Bündelrohr und dem ersten anormalen, sowie zwischen den aufeinanderfolgenden anormalen radial verlaufende Bündelverbindungen.

Eine weitere Anomalie findet sich zuweilen bei *Cycas*, *Macrozamia*, *Encephalartos* und *Bowenia*. Bei diesen Gattungen kann nach Erschöpfung des ersten Cambiums zwischen dem Siebteil des normalen Bündelrohres und dem Tracheenteil des anormalen Bündelrohres ein Cambium entstehen, das entweder auf seinem ganzen Umfange oder an einzelnen Stellen Tracheen nach außen und Siebröhren nach innen bildet (Worsdell, 1896, p. 611; 1900, p. 160; Lotsy, 1909, p. 738).

Bei der Bildung der anormalen Bündelrohre werden die aus dem primären Bündelrohr abgegebenen Leitbündel von den neu gebildeten Elementen umgangen, so daß die Blattspurbündel wie vorher weiter funktionieren. Dies ist notwendig, weil das sekundäre Dickenwachstum schon sehr früh einsetzt und der Stamm auch bei sehr fortgeschrittenen Stadien des Dickenwachstums noch als ein großer Reservestoffbehälter benutzt wird.

Die Bildung der akzessorischen Leitbündel ist von Dorety (1909, p. 150 ff.) an *Ceratozamia* untersucht. In vierjährigen Pflanzen entstehen außerhalb des Bündelrohres Meristemzonen, die zum Teil im Querschnitt kreisförmig sind, zum Teil lang gestreckt elliptisch. Gewöhnlich bilden diese Cambien konzentrische (hadrozentrische) Rohrbündel, nur in vereinzelt Fällen auch kollaterale Rinnenbündel, indem nämlich die dem Bündelrohr zugewandte Seite des Meristems nicht arbeitet. Ob in älteren Stämmen noch extrafasciculare Meristeme existieren, ist zweifelhaft. (Siehe auch de Bary, 1877, p. 630; Worsdell, 1896, p. 613 ff.)

Außer diesen peripheren Leitbündeln besitzen *Encephalartos*, *Macrozamia* und *Zamia* noch innerhalb des normalen Bündelrohres ein System von kollateralen Leitbündeln, die das Mark in allen Richtungen durchziehen. Diese Leitbündel werden je von einem Schleimkanal begleitet, dem der Siebteil des Leitbündels zugewandt ist. Die Leitbündel bilden zahlreiche Verbindungen unter sich und mit dem normalen Bündelrohr (Lestiboudois, 1872, p. 569; de Bary, 1877, p. 630; Worsdell, 1896, p. 604 ff.; Lotsy, 1909, p. 136).

Anhangsweise sei noch erwähnt, daß sich im Innern des primären Bündelrohres häufig noch besondere Systeme von Leitbündeln befinden. Diese Leitbündel zweigen sich von dem Bündelrohre nach innen ab und bilden ein Bündelrohr, das sich nach kurzem Verlauf sehr stark verengert, bis es schließlich in ein ganz enges Rohrbündel übergeht. Als solches biegt das System dann um und tritt — senkrecht das Achsenbündelrohr durchquerend — in einen Sporophyllstand ein (South und

Compton, 1908, p. 223 ff.). Nach Solms-Laubach (1890, p. 177—187), Karsten (1914, p. 138) und Engler-Prantl (1889, II, 1, p. 12 ff.) ist die Achse der Cycadeen, welche Sporophyllstände getragen haben, ein Sympodium; demnach gipfelt also jedesmal bei der Sporophyllstandbildung das Leitungssystem in dem Sporophyllstand, und erst später, wenn sich die seitliche vegetative Knospe weiter entwickelt, wird das Leitungssystem des Sporophyllstandes zur Seite gedrängt, so daß es scheinbar durch das Bündelrohr der Achse hindurchtritt, während der Ontogenie nach dieses das Sporophyllstandleitungssystem umgewachsen hat.

IV. Der primäre Bau der Leitungsbahnen der Gnetales.

Wie oben (s. S. 549) auseinander gesetzt wurde, setzt sich an die zwischen den Keimblattspuren bestehenden Bündelverbindungen je ein Leitbündel an. Diese Leitbündel gabeln sich bei *Ephedra vulgaris* bald in je 4; die so entstandenen 8 kollateralen Leitbündel bilden ein Bündelrohr; *Ephedra altissima* besitzt 6 Leitbündel, *E. campylopoda* 10 Leitbündel (de Bary, 1877, p. 257). Nach Lotsy (1911, p. 292) enthält das unterste Internodium der Achsen der *Ephedra*-Spezies 4 bzw. 6, das nächste Internodium 8 bzw. 12 Leitbündel. Bei *Gnetum* ist die Zahl der das Bündelrohr bildenden Leitbündel größer (z. B. bei *Gnetum Gnemon* 18, de Bary, 1877, p. 258). Zunächst bestehen zwischen den Leitbündeln keine Bündelverbindungen; solche werden aber nach de Bary (1877, p. 257) „frühzeitig“ in den Knoten angelegt (ob vom Urmeristem oder einem Folgermeristem ist nicht bekannt). In den Blattknoten treten bei *Ephedra* 2, bei *Gnetum* je 5 Leitbündel in die beiden in dem Knoten inserierten dekussierten Blätter ein; die übrigen Leitbündel gabeln sich in dem Knoten in je zwei.

IVa. Der sekundäre Bau der Leitungsbahnen der Gnetales.

In den Knoten wird nach de Bary (1877, p. 257) bei *Ephedra* ein die Leitbündel verbindender, „querer Gürtel von Tracheiden“ angelegt, also eine ringförmige aus Bündelstegen bestehende Verbindungszone. Bei der von mir zum Vergleich untersuchten *Ephedra fragilis* werden nur zwischen einem Teil der Leitbündel Verbindungen gebildet und zwar derart, daß je 4 Leitbündel, welche zu der durch die gemeinsame Blattmediane bestimmten Ebene symmetrisch liegen, untereinander verbunden werden. In einem späteren Stadium werden eventuell zwischen den primären Leitbündeln sekundäre Zwischenleitbündel gebildet (*Ephedra campylopoda*, de Bary, 1877, p. 258).

Das sekundäre Dickenwachstum der Gnetaceen verdickt die einzelnen Leitbündel; es geschieht in der Weise, daß ein geschlossenes Cambium gebildet wird, an der Stelle der primären Markstrahlen aber keine Leitelemente, sondern nur Markstrahlparenchymzellen entstehen.

Es müßte freilich die Richtigkeit der letzten Angabe noch durch Mikrotomschnittserien bestätigt werden. Denn es wäre möglich, daß im sekundären Holz vereinzelte Verbindungen zwischen den den primären Tracheenteilen entsprechenden Teilen angelegt werden, die aber in den Handschnitten übersehen wurden.

Als anormal sind die kletternden *Gnetum*-Spezies zu betrachten, bei denen — ebenso wie bei den anormalen Cycadeen — sekundäre anormale Cambien außerhalb des primären Bündelrohres angelegt werden. (Geyler, 1867; Bertrand, 1874; de Bary, 1877; Bower, 1882; Engler-Prantl, 1889; Strasburger, 1891; Lotsy, 1911; Karsten, 1913.)

IVb. Die Leitungsbahnen der *Welwitschia*.

Von *Welwitschia mirabilis* sind die jungen Keimpflanzen genau bekannt, ältere Exemplare sind nur mangelhaft untersucht. Immerhin ermöglichen es die vorliegenden Arbeiten, sich wenigstens ein grobes Bild von den Leitungsbahnen der *Welwitschia* zu machen. Den Verlauf der Tracheen in der Keimpflanze habe ich schon oben beschrieben. Die Übergangsstadien zum definitiven Bau sind nicht bekannt.

In alten Pflanzen ist das radiale Wurzeleitbündel in ein konzentrisches Zylinderbündel übergegangen. Dieses spaltet sich beim Eintritt in das hypokotyle Glied in zwei, darauf in vier Gruppen von Tracheen- und Siebsträngen, die sich innerhalb der untersten Zone des hypokotylen Gliedes zu vier kreisförmig angeordneten Bündelrohren aus kollateralen Leitbündeln anordnen. Diese Leitbündel treten in die beiden Laubblätter ein. Außerdem enthält das hypokotyle Glied noch eine große Anzahl von peripheren kollateralen Leitbündeln, die — besonders in dem oberen Teile des hypokotylen Gliedes — ein Netz bilden, welches die peripheren Teile des hypokotylen Gliedes ernährt. Drittens verlaufen in der Mitte des hypokotylen Gliedes (zwischen den vier Bündelrohren) noch zahlreiche kollaterale Leitbündel, welche die Sporophyllstände ernähren.

Ob zwischen den Leitbündeln der Bündelrohre unter sich und zwischen ihnen und den übrigen Leitbündeln Verbindungen bestehen, ist unbekannt.

(Strasburger, 1872; Bower, 1881 I; 1881 II, besonders wichtig Taf. 32, Fig. 1—6; Hill und de Fraine, 1910; Sykes, 1910; Lotsy, 1911.)

V. Der primäre Bau der Leitungsbahnen der Coniferen.

Die Leitbündel der primär gebauten Achse zweigen sich von denen des hypokotylen Gliedes in oder dicht unter dem Kotyledonar-knoten ab (de Bary, 1877, p. 256). Unter Berücksichtigung des Fehlens oder Auftretens von Bündelverbindungen können wir dann zwei Haupttypen des primären Leitbündelverlaufes bei den Coniferen unterscheiden:

Typus I. Das Leitungssystem besteht aus einem Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln ohne Bündelverbindungen.

a) Ist die Blattstellung spiralig, so tritt in jedem Knoten ein Leitbündel in ein Blatt aus, ein anderes gabelt sich in zwei, so daß die Zahl der Leitbündel konstant bleibt. Die Divergenz und somit auch die Zahl der Leitbündel ist bei den einzelnen Spezies verschieden (de Bary, 1877, p. 256—257).

Beispiele:

Chamaecyparis glauca, *Widdingtonia juniperina*, *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Cryptomeria*, *Sequoia*, *Cunninghamia*, *Pinus*, *Podocarpus*, *Saxegothaea*, *Taxus*, *Araucaria*, *Cephalotaxus Fortunei*, *Torreya grandis*, *Dammara australis*.

b) Ist die Blattstellung dekussiert, so treten in jedem Knoten zwei Leitbündel aus; zugleich gabeln sich zwei; davon tritt je ein Zweig im nächsten Knoten in ein Blatt ein, der andere durchläuft den Knoten und gabelt sich in einem der nächsten Knoten (dem 2., 3. oder höchstens 4.) (de Bary, 1877, p. 256).

Beispiele:

Thuja occidentalis, *Thuja plicata*, *Biota orientalis*.

Typus II. Das Leitungssystem besteht aus einem Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln mit Bündelverbindungen (ringförmige Verbindungszone im Knoten).

Die Blätter stehen bei den hierher gehörigen Spezies in alternierenden Wirteln. In jedem Knoten tritt die Hälfte der Leitbündel in die Blätter ein, die übrigen Leitbündel gabeln sich in je drei. Jedes mittlere von diesen tritt im nächsten Knoten in ein Blatt ein. Das rechte legt sich mit dem linken der rechten Nachbargruppe zusammen, das linke mit dem rechten der linken Nachbargruppe. Das resultierende Leitbündel teilt sich im nächsten Knoten wieder in drei (de Bary, 1877, p. 256).

Beispiele:

Juniperus, *Frenela*, *Cupressus*, *Callitris*, *Librocedrus*, *Thuja gigantea*, *Chamaecyparis ericoides*.

Bei allen Spezies erhalten die Achselsprosse je zwei Leitbündel, welche sich in den beiden neben dem zugehörigen Blattspurleitbündel rechts und links verlaufenden Leitbündeln abzweigen (Engler-Prantl, 1889, p. 35).

Va. Der sekundäre Bau der Leitungsbahnen der Coniferen.

Das sekundäre Dickenwachstum kann — wie bei den Gnetaceen — durch die Anlage von Zwischenleitbündeln eingeleitet werden. Frank (1864, p. 152) beschreibt für *Taxus* Zwischenleitbündel („Ausfüllungsstränge“), welche sich von den Blattspurleitbündeln 2—3 Internodien unterhalb von deren Austrittsstelle nach beiden Seiten abzweigen und den Raum zwischen den Blattspurleitbündeln ausfüllen. Ob diese Zwischenleitbündel sich oberhalb des Austritts der Blattspurleitbündel, von dem sie sich abzweigten, an andere Blattspurleitbündel anlegen, also Bündelverbindungen darstellen, gibt Frank nicht an.

Gleichfalls ist es unbestimmt, ob diese Zwischenleitbündel schon im primären Zustande vorhanden sind oder ob ihre Bildung erst aus einem Folgermeristem zu Beginn des sekundären Dickenwachstums erfolgt.

Beim weiteren Verlauf wird mittels eines Cambiums das Rohrbündel in ein Bündelrohr verwandelt.

Sehr viele Coniferen sind immergrün, behalten also ihre Blätter während zweier oder mehrerer Vegetationsperioden. Beim sekundären Dickenwachstum werden nach Markfeldt (1885, p. 90) die Blattspurleitbündel jedes Jahr zerrissen und ihr Meristem bildet dann neue Elemente. Diese Neubildung findet so lange statt, wie die zugehörigen Nadeln noch erhalten sind, ausgenommen bei einigen Araucariaceen, bei denen die Tätigkeit der Meristeme der Leitbündel noch einige Jahre nach dem Abfallen der Nadeln andauert.

Vb. Die Leitungsbahnen des *Ginkgo*.

Im primären Bau gleicht die Achse von *Ginkgo biloba* im wesentlichen dem der Coniferen vom Typus I. Unterschieden ist *Ginkgo* von den Coniferen nur dadurch, daß jedes Blatt zwei Leitbündel erhält. Dieses Verhalten bedingt folgende Abweichungen des Leitbündelverlaufes gegenüber dem der Coniferen: In jedem Knoten gabelt sich ein Leitbündel; der eine Zweig gabelt sich im 2.—4. nächsten Knoten nochmals, und die beiden resultierenden Leitbündel treten dann in das im 5. Knoten inserierte Blatt ein; das andere Leitbündel gabelt sich im drittnächsten Knoten, und die beiden Zweige verhalten sich

wiederum in der gleichen Weise, d. h. der eine liefert zwei Blattspurleitbündel, der andere verläuft weiter in der Achse.

VI. Literatur über die Leitungsbahnen der Aehsen der Gymnospermen.

- 1) *Bailey, J.*, The Structure of the Wood in the Pineae. Botanical Gazette, Bd. 48, p. 47—55. Chicago 1909.
- 2) *de Bary, A.*, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.
- 3) *Bertrand, C. E.*, Anatomie des Gnétacées et des Conifères. Annales des sciences naturelles, Botanique, Serie 5, Bd. 20, p. 5. Paris 1874.
- 4) *Bower, F. O.*, On the Germination and Histology of the Seedlings of *Welwitschia mirabilis*. Quart. Journal Microsc. Science XXI, p. 15—30. London 1881.
- 5) —, On the Further Development of *Welwitschia mirabilis*. Quart. Journal Microsc. Science XXI, p. 571—594. London 1881.
- 6) —, The Germination and Embryology of *Gnetum Gnemon*. Quart. Journal Microsc. Science XXII, p. 277 ff. London 1882.
- 7) *Brongniart, A.*, Recherches sur l'organisation des tiges des Cycadées. Annales des sciences naturelles, Botanique, Ser. I, Bd. 16, p. 389—402. Paris 1829.
- 8) *Chauveaud, G. L.*, Recherches sur les tissus transitoires du corps végétatif des plantes vasculaires. Annales des sciences naturelles, Botanique, Serie 9, Bd. 12, p. 1—70. Paris 1910.
- 9) *Chick, E.*, The Seedling of *Torreya Myristica*. The New Phytologist II, p. 83—90. London 1903.
- 10) *Conrad, E.*, Beiträge zur Morphologie und Anatomie von *Agathis (Dammara) Brownii*. Dissertation Kiel. Leipzig 1910.
- 11) *Costantin, J. et Morot, L.*, Sur l'origine des faiceaux libéro-ligneux super-numéraires dans la tige des Cycadées. Bull. Soc. Bot. de France 32, p. 173—175. Paris 1885.
- 12) *Coulter, M. J. and Chamberlain, C. J.*, Morphology of Gymnosperms. Chicago 1910.
- 13) *Dangeard, P. A.*, La mode d'union de la tige et de la racine chez les Gymnospermes. Comptes Rendus Acad. Sciences, Paris, Bd. 110, p. 253—254. Paris 1890.
- 14) —, Recherches sur les plantules des Conifères. Le Botaniste, Bd. III, p. 126—204. Paris-London-Berlin 1892.
- 15) *Dorety, H. A.*, The Embryo of *Ceratozamia*. Botanical Gazette, Bd. 45, p. 412—416. Chicago 1908.
- 16) —, The Seedling of *Ceratozamia*. Botanical Gazette, Bd. 46, p. 203—220. Chicago 1908.
- 17) —, Vascular Anatomy of the Seedling of *Microcycas calocoma*. Botanical Gazette, Bd. 47, p. 139—147. Chicago 1909.
- 18) —, The Extrafascicular Cambium of *Ceratozamia*. Botanical Gazette, Bd. 47, p. 150—152. Chicago 1909.
- 19) *Engler-Gilg*, Syllabus der Pflanzenfamilien. 7. Aufl. Berlin 1912.
- 20) *Engler, A. und Prantl, K.*, Die natürlichen Pflanzenfamilien. II. Teil. 1. Abt. Leipzig 1889.
- 21) *Fischer, H.*, Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Markstrahlengewebes und der jährlichen Zuwachszone im Holzkörper von Stamm, Wurzel und Ästen von *Pinus Abies* L. Flora, Bd. 68, p. 263 ff. Regensburg 1885.

- 22) *Frank, A. B.*, Ein Beitrag zur Kenntnis der Gefäßbündel. Botanische Zeitung, Bd. 22, p. 138 ff. Leipzig 1864.
- 23) *Geyler, H. Th.*, Über den Gefäßbündelverlauf in den Blattregionen der Coniferen. Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaft. Botanik, Bd. 6, p. 55—208. Leipzig 1867—68.
- 24) *Gothan, W.*, Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermenhölzer. Abhandl. d. Preuß. Geol. Landesanstalt. Neue Folge. Heft 44. Berlin 1905.
- 25) *Hill, T. G.* and *de Fraine, E.*, On the Seedling Structure of Gymnosperms. Annals of Botany XX, p. 471—473. London 1906.
- 26—29) —, —, On the Seedling Structure of Gymnosperms.
 - I. Annals of Botany XXII, p. 689—712. London 1908.
 - II. Annals of Botany XXIII, p. 189—227. London 1909.
 - III. Annals of Botany XXIII, p. 433—458. London 1909.
 - IV. Annals of Botany XXIV, p. 319—333. London 1910.
- 30) *Jeffrey, E. C.*, The Anatomy and Development of the Stem in the Pteridophyta and Gymnosperms. Annals of Botany XV, p. 779. London 1901.
- 31) —, The Structure and Development of the Stem in the Pteridophyta and Gymnosperms. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B, Bd. 195, p. 119—146. London 1903.
- 32—33) —, The Comparative Anatomy and Phylogeny of the Coniferales.
 - I. The Genus *Sequoia*. Mem. Soc. Nat. Hist. V., p. 441—459. Boston 1903.
 - II. The Abietineae. Mem. Soc. Nat. Hist. VI, p. 1—37. Boston 1904.
- 34) *Karsten, G.*, Organographie der *Zamia muricata*. Abhandl. d. Berliner Akademie, 1856, p. 193—219.
- 35) —, „Gymnospermae“ im Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. V, p. 137—166. Jena 1914.
- 36) *Lestiboudois, Th.*, Mémoire sur la structure des Cycadées. Comptes Rendus Acad. Sci. 51, p. 651—655. Paris 1860.
- 37) —, Structure des Hétérogènes. Comptes Rendus 75, p. 567—574. Paris 1872.
- 38) *Lotsy, J. P.*, Vorträge über Stammesgeschichte. Bd. II. Jena 1909.
- 39) *Markfeldt, O.*, Über das Verhalten der Blattspurstränge immergrüner Pflanzen beim Dickenwachstum des Stammes oder Zweiges. Flora, Bd. 68, p. 33 ff. Marburg 1885.
- 40) *Masters, M. T.*, Comparative Morphology, Anatomy, and Life History of the Coniferae. Journ. Linn. Soc. London Bot. XXVII, p. 226—332. 1891.
- 41) *Matte, H.*, Recherches sur l'appareil libéro-ligneux des Cycadées. Caen. 1904.
- 42) —, Sur le developpement morphologique et anatomique de germination des Cycadées. Mem. Soc. Linn. Normandie XXIII. 1908.
- 43) *Mettenius, G. H.*, Beiträge zur Anatomie der Cycadeen. Abhandl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., Bd. 7, p. 565—608. 1861.
- 44) *Meyer, Fr. J.*, Die Stelärtheorie und die neuere Nomenklatur zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen der Pflanzen. Beihefte zum botanischen Zentralblatt, Bd. 33, p. 129—168. Dresden 1916.
- 45) *Miquel, F. A. W.*, Monographia Cycadearum. 1841.
- 46) —, Über den Bau eines erwachsenen Stammes von *Cycas circinalis*. Linnaea XVIII, p. 125—144. Halle 1844.
- 47) *Mohl, H. v.*, Über den Bau des Cycadeenstammes. Abb. d. K. Akad. München I, p. 397—412. Auch Vermischte Schriften, p. 195—211. 1845.
- 48) *Morris, H. S.*, Note on an Abnormal Seedling of *Widdringtonia cupressoides* and a Brief Account of the Vascular System of the Normal Seedling. Phil. Transact. R. Soc. S. A. 1, p. 411—412. 1909.

- 49) *Nägeli, C.*, Das Wachstum des Stammes und der Wurzeln bei den Gefäßpflanzen und die Anordnung der Gefäßstränge im Stengel. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, I. Leipzig 1858.
- 50) *Pearson, H. H. W.*, Anatomy of the Seedling of *Bowenia spectabilis*, Hook. f. Annals of Botany XII, p. 475—490. London 1898.
- 51) *Penhallow, D. P.*, The Anatomy of the North American Coniferales together with Certain Exotic Species from Japan and Australasia. American Naturalist 38, p. 243 ff. 1904.
- 52) *Plaut, M.*, Untersuchungen über die physiologischen Scheiden der Gymnospermen, Equisetaceen und Bryophyten. Dissertation Marburg. 1909.
- 53) *Sanio, C.*, Anatomie der gemeinen Kiefer. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. IX, p. 50—126. 1873.
- 54) *Saxton, W. T.*, Notes on the Anatomy of *Widdringtonia* and *Callitris*. S. African. Journ. Sci. 7, p. 282—286. 1910.
- 55) *Schacht, H.*, Über den Stamm und die Wurzel der *Araucaria brasiliensis*. Botanische Zeitung 1862, p. 409 ff.
- 56) *Seward, A. C.* and *Ford, S. O.*, The Araucarieae, recent and extinct. Phil. Transact., Ser. B, Bd. 198. London 1906.
- 57) *Seward, A. C.* and *Gowan, J.*, The Maidenhair Tree (*Ginkgo biloba* L.). Annals of Botany XIV, p. 109—154. London 1900.
- 58) *Shaw, F. J. F.*, The Seedling Structure of *Araucaria Bidwillii*. Annals of Botany XXIII, p. 321—334. London 1909.
- 59) *Solms-Laubach, H. Graf zu*, Die Sproßfolge der *Stangeria* und der übrigen Cycadeen. Botanische Zeitung, Bd. 48, p. 177 ff. Leipzig 1890.
- 60) *South, F. W.* and *Compton, R. H.*, On the Anatomy of *Dioon edule*. The New Phytologist, Bd. 7, p. 222—229. Cambridge 1908.
- 61) *Sprecher, A.*, Le *Ginkgo biloba* L. Genf 1907.
- 62) *Stiles, W.*, The Anatomy of *Saxegothaea conspicua* Lindl. The New Phytologist, Bd. 7, p. 209—222. Cambridge 1908.
- 63) *Strasburger, E.*, Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena 1872.
- 64) —, Histologische Beiträge, Heft III: Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.
- 65) *Sykes, M. G.*, The Anatomy of *Welwitschia mirabilis* Hook. f., in the Seedling and Adult States. London Transactions of the Linnean Society, Ser. 2, Bd. 7, p. 327—354. 1910.
- 66) *Thießen*, The Vascular Anatomy of the Seedling of *Dioon edule*. Botanical Gazette, Bd. 46, p. 357—380. Chicago 1908.
- 67) *Thomas, E.*, A Theory of the Double Leaf-trace founded on Seedling Structure. The New Phytologist, Bd. 6, p. 77—91. Cambridge 1907.
- 68) *van Tieghem, Ph.*, Sur la structure primaire et les affinités des Pins. Journal de Botanique, Bd. 5, p. 265—271, 281—290. Paris 1891.
- 69) *Worsdell, W. C.*, Anatomy of Stem of *Macrozamia* compared with that of Other Genera of Cycadeae. Annals of Botany, Bd. 10, p. 601—620. London 1896.
- 70) —, The Comparative Anatomy of Certain Genera of the Cycadaceae. Journal of the Linnean Society of London, Bd. 33, p. 437—457. London 1898.
- 71) —, The Anatomical Structure of *Bowenia spectabilis*. Annals of Botany, Bd. 14, p. 159—160. London 1900.

III. Teil.

Ergebnisse der Arbeiten über den Bau und die Ontogenie der Leitungsbahnen in den vegetativen Achsen der Angiospermen.**I. Vorbemerkungen.**

Wie bei den Gymnospermen habe ich auch hier die Leitungsbahnen der Keimpflanzen der einzelnen Klassen, der Dikotyledonen und Monokotyledonen, gemeinsam behandelt, weil es sich bei deren Beschreibung wesentlich um den Übergang des Wurzelelektbündels in das Leitbündelsystem der epikotylen Achse handelt und dieser Übergang bei beiden Gruppen der gleiche ist. Das radiale Leitbündel geht bei allen Angiospermen in ein Bündelrohr über, dessen Leitbündel alle oder zum Teil in die Keimblätter bzw. das Keimblatt abgehen. Die nicht in die Keimblätter austretenden Leitbündel verlaufen in die epikotyle Achse, außerdem zweigen sich von den Keimblattspuren Leitbündel ab, welche in die epikotyle Achse eintreten.

Der Bau der epikotylen Achse dagegen mußte bei den Dikotyledonen und Monokotyledonen wegen der prinzipiellen Unterschiede getrennt werden.

II. Die Leitungsbahnen der Keimpflanzen der Angiospermen.

Bei den Angiospermen gibt es nur einen einzigen Keimpflanzen-typus:

Das radiale Leitbündel der Wurzel geht in ein Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln über.

Der Übergang kann freilich in verschiedener Weise stattfinden, aber die Unterschiede sind nicht von so großer Bedeutung, daß darnach eine Einteilung in Typen zweckmäßig wäre; und überdies soll die Art des Überganges nicht einmal innerhalb der Spezies konstant sein (Lee, 1914, p. 328); desgleichen werden innerhalb der Familie der Cactaceen Beispiele für verschiedene Übergänge angegeben (de Fraine, 1910, p. 126 ff., 137 ff.).

Für alle Übergangsformen ist charakteristisch, daß die Tracheenteile sich in der Übergangszone um 180° drehen. Dadurch wird es ermöglicht, daß die Tracheenteile in der Wurzel, wo ihre Aufgabe die Wasseraufnahme ist, mit den Erstlingstracheen nach außen, also möglichst nahe dem Wurzelepiblen liegen, andererseits aber in der Achse die Leitbündel so liegen, wie es für die Durchführung des sekundären Dickenwachstums am vorteilhaftesten ist.

Es lassen sich folgende vier Formen des Überganges unterscheiden:

1. Die Tracheenteile des radialen Wurzeleitbündels gehen, abgesehen von der Drehung, unverändert in die Achse über. Die Siebteile spalten sich in je zwei Teile, die Hälften weichen auseinander, legen sich jede vor den benachbarten Tracheenteil, und dort verschmelzen sie mit den von einem anderen Siebteil stammenden Siebsträngen (van Tieghem's Typus 3).

Beispiele:

Medicago, *Lathyrus*, *Ervum*, *Phoenix* (van Tieghem, 1891 I, p. 782 ff.), *Arum* (Scott und Sargent, 1898, p. 408 ff.), *Cereus* (de Fraine, 1910, p. 137 ff.), *Dianthera* (Jones, 1912), Labiaten usw. (Lee, 1912, p. 745), Caryophyllaceen (Hill und de Fraine, 1912, p. 196).

2. Die Siebteile spalten sich wie im vorigen Falle; die Hälften legen sich vor die benachbarten Tracheenteile; diese spalten sich dann auch noch und so entstehen doppelt so viel kollaterale Leitbündel wie im vorigen Falle (van Tieghem's Typus 2).

Beispiele:

Tropaeolum, *Acer*, *Phaseolus*, *Cucurbita* (van Tieghem, 1891 I, p. 782), *Convolvulus tricolor* var. *major* (Lee, 1912, p. 728 ff.).

3. Die Siebteile laufen unverändert von der Wurzel in die Achse über. Die Tracheenteile spalten sich, ihre Hälften weichen auseinander und legen sich an die benachbarten Siebteile von innen an und verschmelzen dort mit den von einem anderen Tracheenteil stammenden, gleichfalls dort angelagerten Tracheensträngen. In der Übergangszone liegen also Verbindungen zwischen den Tracheenteilen vor (van Tieghem's Typus 1).

Beispiele:

Fumaria, *Mirabilis*, *Dipsacus* (van Tieghem, 1891 I, p. 782).

4. Zwei gegenüberliegende Tracheenteile eines tetrarchen Leitbündels in der Wurzel spalten sich, die Hälften legen sich an die benachbarten Tracheenteile, so daß zwei große Tracheenteile entstehen. Die Siebteile verschmelzen dann paarweise und legen sich vor die Tracheenteile (*Anemarrhena*-Typus von Sargent).

Beispiele:

Anemarrhena, *Asphodeline*, *Asphodelus* (Sargent, 1900, p. 635 ff.), *Pereskia* usw. (de Fraine, 1910, p. 126 ff.).

Als besonderer Typus sind dann noch Keimpflanzen mit einem radialen Leitbündel im hypokotylen Gliede beschrieben. Diese Fälle sind aber den oben angegebenen unterzuordnen. Allgemein kann man

über die Angiospermen aussagen, daß das hypokotyle Glied bezüglich des Baues des Wasserleitungssystemes im wesentlichen eine Übergangszone ist. Bei dicken hypokotylen Gliedern findet der Übergang langsam statt, er beginnt daher am unteren Ende des hypokotylen Gliedes und endet dicht unter den Keimblättern; bei dünnen hypokotylen Gliedern ist die Übergangszone nur kurz und liegt hoch (Compton, 1912; Lee, 1912). In einzelnen Fällen (z. B. *Piper*, *Peperomia*, zu Fall 1 gehörig) findet der Übergang so schnell und so hoch statt, daß von einem hypokotylen Gliede mit Wurzelstruktur gesprochen werden konnte (Hill, 1904, p. 47; —, 1906, p. 162 ff.; Tansley und Thomas, 1904, p. 104).

Literatur:

Arber, 1910; Bonnier, 1900 I; —, 1900 II; Chauveaud, 1910; —, 1911; Compton, 1912; Dangeard, 1889; —, 1892; Dodel, 1872; Drabble, 1906; de Fraine, 1910; Gérard, 1881; A. W. Hill, 1906; T. G. Hill, 1904; —, 1906 I; —, 1906 III; Hill und de Fraine, 1912 I; —, 1912 II; —, 1913; Jodin, 1903; Jones, 1912; Lee, 1912; —, 1914; Sargant, 1900; —, 1903; Scott und Sargant, 1898; Smith, 1909; Sterckx, 1900; Tansley und Thomas, 1904; Thomas, 1907; van Tieghem, 1891 I.

III. Der primäre Bau der Leitungsbahnen der Dikotyledonen vom Typus I (Bündelrohr).

Unter der Unmenge von verschiedenen Leitungssystemen bei den Dikotyledonen ist die Mehrzahl dadurch charakterisiert, daß sie nur aus einem Bündelrohre bestehen. Eine Reihe von Dikotyledonen besitzt außerdem noch innerhalb oder außerhalb des Bündelrohres einzelne oder zahlreiche Leitbündel. Wir können demnach die Leitungsbahnen der hierhergehörigen Spezies kurz in der folgenden Weise charakterisieren:

Typus I. Das Leitungssystem besteht der Hauptsache nach aus einem Bündelrohr.

1. Die vier Untertypen.

Mit Rücksicht auf das Fehlen oder Vorhandensein von Bündelverbindungen lassen sich unter diesen Dikotyledonen mit einem Bündelrohr folgende vier Untertypen unterscheiden:

Untertypus I. Das Leitungssystem besteht aus einem Bündelrohr, in dem im primären Zustande weder in den Internodien, noch in den Knoten Bündelverbindungen vorkommen.

Beispiele:

Samolus (Kamiensky, 1878, p. 214ff., Taf. X, Fig. 6), *Amaranthus* (Nemnich, 1894; Gravis und Constantinesco, 1907), *Adonis annua* (Sterckx, 1900, Taf. XI, Fig. 118), *Anemone appennina* (Sterckx, 1900, Taf. IX, Fig. 93), *Nigella damascena* (Sterckx, 1900, Taf. VII, Fig. 66), *Elaeagnus*, *Hippophae* (Servettaz, 1909, p. 209, Fig. 48), *Humulus*, Caryophyllaceae zum Teil, *Cerastium perfoliatum*, *Spergula*, *Arenaria*, *Lychnis coronaria*, *Cannabis*, *Boehmeria*, *Silene viridiflora*, *Cucubalus* (Sauerbrei, 1914 I, p. 24).

Einen Übergang zum nächsten Typus bildet *Delphinium* (Lenfant, 1897), welches ganz vereinzelte Verbindungen besitzt.

Untertypus IIa. Das Leitungssystem besteht aus einem Bündelrohr; Bündelverbindungen treten nur in den Knoten auf, sie verbinden aber dort stets nur einzelne Leitbündel, niemals alle untereinander.

Beispiele:

Lysimachia nemorum (Kamiensky, 1878, p. 200ff., Taf. IX, Fig. 6), Calycanthaceen (Lignier, 1887, van Tieghem, 1904), *Beta* (Fron, 1898, p. 397), Chenopodiaceae (Fron, 1899, p. 191ff.), *Thalictrum* (Mansion, 1897; Sauerbrei, 1914), *Vitis* (Tondera, 1904), Cucurbitaceae (Dutailly, 1879; Tondera 1903), *Malope*, *Symphytum*, *Anota*, *Borrago*, *Euphorbia Lathyris*, *Eu. altissima*, die meisten Malvaceae und Asperifoliaceae, *Fumaria officinalis*, *F. Vaillantii*, *Corydalis*, *Bicuculla*, *Nasturtium officinale*, *Mimulus luteus*, *M. cardinalis*, Ranunculaceae zum Teil, Violaceae zum Teil, Papilionaceae zum Teil, Valerianaceae zum Teil, *Bupleurum*, *Parietaria*, *Melilotus* (Sauerbrei, 1914, p. 24), *Viola tricolor arvensis* (Fr. J. Meyer, 1915).

Untertypus IIb. Wie Untertypus IIa, aber die Verbindungen bringen in einem Knoten alle Leitbündel miteinander in Zusammenhang.

Beispiele:

Rubiaceae, Caprifoliaceae, Valerianaceae zum Teil, Dipsaceae (Hanstein, 1857), *Lysimachia vulgaris* (Kamiensky, 1878, p. 192ff., Taf. VIII, Fig. 7—8), *Clematis* (Sterckx, 1897), *Caltha*, *Ranunculus lanuginosus*, *Anemone*, *Polygonum bistorta*, *P. divaricatum*, *Phellandrium*, *Berula*, Geraniaceae zum Teil, *Rumex*, *Oxyria*, *Levisticum*, *Foeniculum*, *Mercurialis perennis* (Sauerbrei, 1914, p. 25), *Dianthera* (Jones, 1912, Holms, 1907), *Alloplectus vittatus* (Wonisch, 1909, p. 470).

Untertypus IIIa. Das Leitungssystem besteht aus einem Bündelrohr; außer bogen- und ringförmigen Verbindungszonen in den Knoten, durch die mehrere Leitbündel untereinander verbunden werden, kommen in den Internodien noch kleine Verbindungen vor.

Beispiele:

Ranunculaceae zum Teil (z. B. *Aconitum*, *Delphinium*), *Papaver somniferum*, *Chelidonium*, *Carduus Alliaria*, *Thlaspi*, *Sisymbrium* (Sauerbrei, 1914, p. 25).

Papaver somniferum und *Chelidonium* besitzen manchmal gar keine, zuweilen nur sehr vereinzelt Bündelverbindungen in den Internodien, können also auch den Untertypen II angehören.

Untertypus IIIb. Das Leitungssystem besteht aus einem Bündelrohr; Bündelverbindungen treten in den Knoten und Internodien auf; die Verbindungen in den Knoten unterscheiden sich von denen in den Internodien nicht.

Beispiele:

Corydalis nobilis, *C. cava*, *glauca*, *Diclytra*, *Eschscholtzia*, *Bocconia*, *Argemone*, *Glaucium*, *Delphinium* *Staphysagria*, *Cruciferae* zum Teil (z. B. *Bunias orientalis*) (Sauerbrei, 1914, p. 25).

Untertypus IV. Eine Unterscheidung von Knoten und Internodien ist infolge der starken Stauchung der Internodien nicht möglich. Das Leitungssystem besteht aus einem Bündelrohr mit zahlreichen Bündelverbindungen, ist also ein röhrenförmiges Leitbündelnetz.

Beispiele:

Primula sinensis (Kamiensky, 1875, p. 6 ff.; —, 1878, p. 155 ff.), *P. farinosa* (in älteren Stengelteilen) (Kamiensky, 1878, p. 175 ff.), *Androsace* (Kamiensky, 1878, p. 177 ff., Taf. VI, Fig. 12).

2. Der Bau der Leitbündel.

Das Bündelrohr der meisten zu diesem Typus I gehörigen Spezies besteht aus offenen kollateralen Leitbündeln und zwar vorwiegend solchen mit zylindrischem Tracheenteil, also Zylinderbündeln. Nur wenn die Leitbündel eine sehr große Breite besitzen, ist ihr Tracheenteil rinnenförmig gebogen, die Leitbündel sind dann also Rinnenbündel, so z. B. bei *Lysimachia nummularia* (Fr. J. Meyer, 1917).

Für eine Reihe von Dikotyledonen sind dagegen bikollaterale Leitbündel charakteristisch. Nach Petersen (1882) und Baranetzky (1900) gehören hierher:

- | | |
|----------------------|---|
| Von den Polygonales: | die Gattungen <i>Rumex</i> und <i>Emex</i> aus der Familie der Polygonaceae, |
| von den Geraniales: | die Gattung <i>Croton</i> aus der Familie der Euphorbiaceae, |
| von den Myrtiflorae: | die Familien Thymelaeaceae, Lythriaceae, Punicaceae, Combretaceae, Myrtaceae, Melastomaceae, Oenotheraceae, |
| von der Contortae: | die Gattungen <i>Logania</i> , <i>Strychnos</i> und <i>Fragaria</i> aus der Familie der Loganiaceae, außerdem die Familien Gentianaceae, Apocynaceae und Asclepiadaceae, |
| von den Tubiflorae: | die Familien Convolvulaceae, Nolanaceae, Solanaceae, die Gattungen <i>Borrigo</i> , <i>Symphytum</i> , <i>Nonnea</i> , <i>Garbowskya</i> aus der Familie der Boraginaceae, <i>Tecoma</i> aus der Familie der Bignoniaceae, <i>Acanthus</i> und <i>Barleria</i> aus der Familie der Acanthaceae, |

- von den Cucurbitales: die Familie der Cucurbitaceae,
 von den Campanulatae: die Gattungen *Campanula*, *Phyteuma* und *Micheauxia*
 aus der Familie der Campanulaceae, die Gattungen
Lactuca, *Mulgedium*, *Sonchus*, *Tragopogon*, *Helminthia*,
Macrorhynchus, *Pyrrophappus*, *Scolymus* aus der Fa-
 milie der Cichoriaceae.

Das Vorkommen bikollateraler Leitbündel ist nach dieser Tabelle also entweder Familiencharakter oder nur Merkmal einzelner Gattungen. Sehr viele der angegebenen Pflanzen sind Schlingpflanzen, und bei diesen dürfte die Lage des inneren Siebteiles auf der Innenseite des Tracheenteiles wohl mechanische Vorteile mit sich bringen. Bei vielen anderen Arten dagegen läßt sich kaum etwas Zuverlässiges über den Vorteil, welchen die Bikollateralität der Leitbündel bringt, sagen. Vielleicht spricht bei ihnen die Notwendigkeit der Ernährung eines großen Markes mit.

2a. Die Strangverbindungen in den Tracheenteilen der Leitbündel.

Der Verlauf der Tracheenstränge innerhalb der einzelnen Leitbündel ist bisher außer in einigen Blattstielen (siehe Gerresheim, 1912; Rippel, 1913) nur für die Achse von *Viola tricolor* var. *arvensis* (Fr. J. Meyer, 1915, p. 22 ff.) und von *Lysimachia nummularia*, *Jussiaea grandiflora* und der Landform von *Myriophyllum proserpinoides* (Fr. J. Meyer, 1917) bekannt.

Bei *Viola tricolor arvensis* bestehen die Tracheenteile der Leitbündel in den jüngeren Teilen der Achse aus parallelen Tracheenplatten; in den Internodien sind zwischen diesen keine Strangverbindungen vorhanden, in den Achsenknoten dagegen werden innerhalb der miteinander in Verbindung tretenden Leitbündel Strangverbindungen im engeren Sinne und Strangstege angelegt. Die Strangverbindungszone beginnt etwa 3000 μ unterhalb der Bündelverbindungen und endet etwa 2000 μ oberhalb. In den durch die Knoten frei hindurchlaufenden Leitbündeln sind keine Strangverbindungen vorhanden.

In den Achsenleitbündeln von *Lysimachia nummularia*, *Jussiaea grandiflora* und *Myriophyllum proserpinoides* (Landform) kommen Strangverbindungen auch in den Internodien vor. Die beiden erstgenannten Spezies besitzen Strangverbindungen im engeren Sinne und Strangbrücken, bei *Myriophyllum* finden sich dagegen nur unterbrochene Strangbrücken.

3. Akzessorische Leitbündel.

In vielen Fällen wird das Bündelrohr verstärkt durch akzessorische Leitbündel, welche sowohl bei Pflanzen ohne Bündelverbin-

dungen, als auch bei solchen mit Bündelverbindungen innerhalb und außerhalb des Bündelrohres auftreten können.

Innerhalb des Bündelrohres werden akzessorische Leitbündel angegeben für: *Amaranthus*, *Euxolus*, *Alternanthera* (Nemnich, 1894), *Carlina acaulis* (Schumann, 1890), *Dianthera* (Holms, 1907, p. 323; Jones, 1902), *Klugia* (Hollstein, 1878, p. 33; Fritsch, 1904), *Monophyllaea* (Fritsch, 1904), Umbelliferen (Reichhardt, 1856; Courchet, 1884; Möbius, 1887; Nestel, 1905), speziell *Oenanthe* (Gérard, 1883, p. 302; Behuneck, 1879), *Piperaceae*, *Rheum*, *Rumex*, *Phytolacca dioica*, *Mesembryanthemum*, *Papaver umbrosum*, verschiedene Cruciferen, *Drosera*, *Geranium*, *Ricinus*, *Aralia*, *Begonia*, *Statice*, *Gonio-linum*, *Acanthus*, *Campanula*, *Scorzonera hispanica*, *Tragopogon pratensis* (Möbius, 1887).

Die Zahl der Leitbündel beträgt eins (z. B. *Dianthera*) bis viele; ihr Bau ist meist konzentrisch (so bei allen von Möbius angegebenen Arten), selten kollateral (z. B. *Dianthera*, *Klugia*).

Außerhalb des Bündelrohres finden sich akzessorische Leitbündel bei den Cucurbitaceen (Dutailly, 1879; Tondera, 1903), den Centaureen und *Verbesina gigantea* (Heinricher, 1883; Brezina, 1906).

Bei den Cucurbitaceen sind die Leitbündel bikollateral, bei *Centaurea Rhenana* konzentrisch (Brezina, 1906), bei einigen anderen Centaureen kollateral mit nach innen gekehrtem Siebteil (Heinricher, 1883), so daß die Siebteile durch die Tracheenteile mechanisch geschützt werden und eine günstige Lage zu dem reichlich entwickelten Assimilationsparenchym des Stengels einnehmen. Zuweilen bestehen bei den Centaureen die Leitbündel auch nur aus einem Tracheenteil (Heinricher, 1883).

Die akzessorischen Leitbündel können entweder gleichzeitig mit dem Bündelrohr entstehen (z. B. bei den Cucurbitaceen), oder sie werden sekundär angelegt (z. B. *Piper* (Sanio, 1864 II) und Compositen (Brezina, 1906)).

III a. Der sekundäre Bau der Leitungsbahnen der Dikotyledonen vom Typus I.

1. Sekundäres Dickenwachstum des Bündelrohres mittels der Leitbündelmeristeme.

Ob es unter den Dikotyledonen vom Typus I solche gibt, welche die Leitungsbahnen in ihren Achsen überhaupt nicht durch sekundär angelegte Elemente verstärken, ist nicht bekannt; die einfachste Art sekundären Zuwachses ist nämlich zu wenig beachtet. Sie besteht darin, daß das Leitbündelmeristem nach Ausbildung der aus dem Urmeristem hervorgegangenen Elemente beginnt, neue Tracheen und

Siebröhren zu bilden. Genauer untersucht wurde dies sekundäre Leitbündeldickenwachstum bei *Viola tricolor arvensis* (Fr. J. Meyer, 1915, p. 25). In älteren Internodien dieser Pflanze wird der primären Zone des Tracheenteiles durch das sekundäre Leitbündeldickenwachstum noch eine zweite Zone vorgelagert, in welcher die Tracheen unregelmäßig angeordnete Züge bilden. Zwischen den einzelnen Tracheenzügen existieren auch in den Internodien zahlreiche Strangverbindungen; die Verbindungen bestehen meist im Gegensatz zu denen im primären Teile des Leitbündels aus mehreren Tracheen; das Tracheensystem ist daher ein unregelmäßiges räumliches Netzwerk mit in der Achsenrichtung langgestreckten Maschen.

2. Die Anlage von sekundären Zwischenleitbündeln.

Eine Reihe von Pflanzen, welche mit ihrem primären Leitungssystem nicht dauernd auskommen, erweitern dieses primäre System durch die Ausbildung von Zwischenleitbündeln; diese entstehen aus einem Folgermeristeme zwischen den Leitbündeln des primären Bündelrohres. Durch ihre Anlage wird das Bündelrohr also dichter. Die primären Leitbündel können dabei wohl meist gleichzeitig durch ihr Meristem sekundär verdickt werden; untersucht ist dies freilich noch nicht.

Beispiele:

Lamium, *Scutellaria*, Balsaminaceen zum Teil (z. B. *Impatiens*), *Anagallis*, *Scrophularia*, *Collinsia* (Sauerbrei, 1914 II, p. 265 ff.), *Oenanthe* (Behunck, 1879), Amaranthaceen (Nemnich, 1894).

3. Das sekundäre Leitbündel-Dickenwachstum des Bündelrohres mittels eines geschlossenen Cambiums.

Bei manchen Dikotyledonen wird zwischen den Leitbündeln des Bündelrohres ein Folgermeristem (Interfascicularcambium) angelegt; die Meristeme der Leitbündel bilden dann Tracheen und Siebröhren, die interfascicularen Meristeme aber nur Parenchym, so daß das Bündelrohr als solches erhalten bleibt und nicht in ein Rohrbündel übergeht. Sekundäre Zwischenleitbündel werden zuvor angelegt z. B. bei den Amaranthaceen (Nemnich, 1894) oder nicht, so z. B. bei den Aristolochiaceen (Solereider, 1889, p. 474; Schellenberg, 1899; Montemartini, 1902).

4. Die sekundäre Anlage von akzessorischen Leitbündeln.

Andere Dikotyledonen erweitern ihr Leitungssystem dadurch, daß sie sekundär, also mittels eines Folgermeristem, markständige Leitbündel anlegen, so z. B. *Piper* (Sanio, 1864 II), Compositen (Brezina, 1906).

Viele Pflanzen, besonders wohl solche, welche nur klein bleiben und ein- oder zweijährig sind, beschränken sich auf die Vermehrung ihrer Leitungsbahnen durch eine oder zwei von den hier beschriebenen Arten sekundären Zuwachses.

Einen besonders komplizierten derartigen Fall bietet *Oenanthe crocata* (Behunec, 1879). Diese besitzt zuerst ein Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln. Sekundär, durch Folge-meristeme, werden zunächst innerhalb des primären Bündelrohres den primären Leitbündeln paarig zugeordnet kollaterale Leitbündel mit nach außen liegendem Tracheenteile gebildet, dann häufig beiderseits jedes Paares je ein kleines kollaterales Leitbündel, dessen Tracheenteil den größeren Leitbündeln zugewandt ist. Ferner entstehen in dem primären Bündelrohre noch sekundäre Zwischenleitbündel und drittens im Mark noch weitere akzessorische konzentrische Leitbündel, welche unter sich und mit dem Bündelrohr nur in den Knoten in Verbindung stehen.

5. Der Übergang vom Bündelrohr zum sekundären Rohrbündel mittels eines geschlossenen Cambiums und der Bau des sekundären Rohrbündels.

Viele andere Dikotyledonen, bei welchen diese Erweiterung des Leitungssystems nicht ausreicht, verwandeln nach vorheriger Anlage von Zwischenleitbündeln (z. B. *Clematis vitalba*, A. Meyer, 1915, p. 99 ff.) oder ohne solche (*Alyssum Arduini*, Hollendorfer, 1909) mittels eines geschlossenen Cambiums, welches aus den Leitbündelmeristemen und den diese verbindenden interfascicularen Folge-meristemen besteht, durch sekundäres Dickenwachstum ihr Bündelrohr in ein Rohrbündel.

Der Tracheenteil dieses Rohrbündels besteht aus Tracheensträngen und zwischen diesen befindlichen Parenchymzellen, Ersatzfasern und Sclerenchymfasern. In welcher Weise die Tracheenstränge untereinander in Verbindung stehen, ist noch nicht genügend untersucht. Es müßte die Art, Verteilung, Richtung und relative Zahl der Strangverbindungen mit Hilfe von Mikrotomschnittserien noch festgestellt werden. Daß zwischen den einzelnen Tracheensträngen Strangverbindungen vorhanden sind, ist durch einige ältere Arbeiten sichergestellt.

Gnentsch hat in einer eingehenden Arbeit (1888, p. 309 ff.), in welcher eine sehr große Zahl von Spezies untersucht ist, Strangverbindungen in radialer Richtung nachgewiesen zwischen den Tracheen verschiedener Jahresringe. Nach der Art und Weise, wie die Verbindung zwischen den Gefäßen zweier aufeinander folgender

Jahresringe geschieht, können wir mit Gnentsch (p. 326 ff.) folgende Typen unterscheiden:

Typus I. Im Herbstholz werden längs verlaufende Tracheen angelegt, die die ersten Tracheen der nächsten Jahresproduktion auf einer längeren Strecke berühren (brückenartige Verbindungen);

Typus II. Der Zusammenhang wird durch Strangstege aus Tracheiden hergestellt;

Typus III. Es finden sich gleichzeitig die in den beiden anderen Typen vorkommenden Verbindungen.

Wie Gnentsch betont, sind die Wände zwischen den Gefäßen bzw. Tracheiden des Herbstholzes und den Gefäßen des nächsten Frühjahrsholzes nie resorbiert; es existieren also an den Jahresringgrenzen nie Strangverbindungen im engeren Sinne, wohl aber hat Gnentsch solche innerhalb eines einzelnen Jahresringes gesehen.

Als Beispiele führt Gnentsch an:

Für Typus I (p. 327 ff.):

a) mit Tracheenplatten:

Rhamnaceen mit Ausnahme von *Frangula alnus*, *Vitis tripartita*, Bignoniaceen, *Quercus phellos*, *Qu. rubra*;

b) mit Tracheenzügen:

Olea, Aceraceen.

Für Typus II (p. 328 ff.):

a) mit Tracheenplatten:

viele Papilionaceen: *Genista*, *Cytisus*, *Coronilla*, *Caragana*, *Sarothamnus*; *Quercus*-Spezies; Aquifoliaceen; Coryleen;

b) mit Tracheenzügen:

Colutea, *Spartium*, *Robinia*, *Sophora*; *Ceratonia*, *Cercis*, *Gleditsia*, *Acacia*, *Ulmus*, *Celtis*, *Zelkora*; *Hamamelis*; *Salix*, *Populus*; *Castanea*, *Betula*, *Juglans*; *Ribes*; *Diospyros*, *Tilia*.

Für Typus III (p. 331 ff.):

a) mit Tracheenplatten:

Lauraceen, Styracaceen, verschieden Oleaceen, Sapindaceen;

b) mit Tracheenzügen:

Amygdaleen, Rosaceen, Pomaceen, Cornaceen, Caprifoliaceen, *Econymus*.

Die tropischen dikotylen Bäume ohne Jahresringbildung sollen nach Gnentsch (p. 333) gleichfalls Verbindungen besitzen, durch welche (bei Formen mit Tracheenplatten, wie solchen mit Tracheenzügen) für die Wasserleitung in radialer Richtung genügend gesorgt wird.

Strasburger (1891, p. 204, 567—568) hat Strangverbindungen im sekundären Holze in radialer und in tangentialer Richtung gefunden, so z. B. bei *Ficus*. Auch prüfte er die Wirkungsweise dieser Strangverbindungen physiologisch durch Aufsteigenlassen von Eosin-

lösung in den Stämmen und fand, daß die Verbindungen (unter normalen Verhältnissen) nicht ausreichten, um die durch Einkerbungen hervorgerufenen Störungen aufzuheben; die Einkerbungen wurden umgangen. Ferner untersuchte Strasburger das Holz einiger von Gnentsch anatomisch untersuchter Spezies auch physiologisch und stellte dabei fest, daß bei einigen die Einkerbungen infolge des Vorhandenseins von Strangverbindungen wenigstens in beschränktem Maße umgangen werden können (*Robinia Pseudacacia*, p. 598, *Wistaria sinensis*, p. 599), bei anderen vollkommen und auch bei größerer Anzahl von Einkerbungen (*Quercus*, p. 572, 600—602, *Akebia quinata*, p. 602).

Tschermak (1896, p. 68) erzielte mit Salzlösungen die gleichen Resultate.

Die mit diesen Ergebnissen der Untersuchungen von Gnentsch und Strasburger im Widerspruch stehenden Resultate von Janse (1887, p. 28) an *Fuchsia*, bei welcher zum mindesten stellenweise Strangverbindungen fehlen sollen, so daß einzelne Teile des sekundären Tracheenteiles von den übrigen Tracheen vollkommen isoliert verliefen, müßten noch nachgeprüft werden.

Noch zahlreiche andere Arbeiten beschäftigen sich mit dem Bau des sekundären Holzes, sie enthalten aber zumeist nur Angaben über Querschnitts- und Längsschnittsbilder, dagegen nichts über den Verlauf der Tracheen (z. B. Bailey und Sinnot, 1914; Brezina, 1906; Michael, 1885; Moeller, 1876; Solereder, 1895).

6. Das Verhalten der Blattspuren immergrüner Spezies beim sekundären Dickenwachstum.

Während bei den immergrünen Gymnospermen (s. S. 558) jährlich die Blattspurleitbündel zerreißen, werden bei einigen immergrünen Dikotyledonen die in die Blätter eintretenden Leitbündel, welche von dünnwandigen Zellen umgeben sind, infolge des sekundären Dickenwachstums der Achse nach außen gedrückt, ohne daß Zerreißen eintritt; erst nach dem Abfallen der Blätter zerreißen die Leitbündel (Markfeldt, 1885; Baum, 1903).

7. Anormales sekundäres Dickenwachstum bei den Dikotyledonen vom Typus I.

Als erster und einfachster Fall anormalen sekundären Dickenwachstums sei das ungleichmäßige Wachstum mittels eines normalen Cambiums genannt. Es findet sich z. B. bei rankenden Bignoniaceen, bei denen abwechselnd einzelne Teile des Cambiums mehr Tracheen bilden als Siebröhren, andere mehr Siebröhren als Tracheen, so daß das sekundäre Rohrbündel dieser Achsen einen im

Querschnitt sternförmigen Tracheenteil besitzt (de Bary, 1877, p. 586; Schulz, 1884, p. 198).

Anmerkung. Exzentrisches Dickenwachstum kommt überdies häufig auch bei Pflanzen vor, welche für gewöhnlich normales Dickenwachstum besitzen (Bücher, 1906; Ursprung, 1906 II; 1906 III).

Der zweite Typus des anormalen sekundären Dickenwachstums besteht darin, daß ein oder mehrere anormale Cambien angelegt werden, wie es schon für die Cycadeen und anormalen Gnetaceen beschrieben ist (s. S. 554 ff.). Solches anormale Cambium kann entweder entstehen, nachdem die Meristeme der primären Leitbündel durch interfasciculare Meristeme zu einem normalen Cambium verschmolzen sind und dieses eine Zeitlang tätig gewesen ist, oder das anormale Cambium entsteht ohne vorherige Bildung eines normalen Cambiums. Der erste Vorgang findet sich z. B. bei den Amaranthaceen (Nemnich, 1894), welche nach Ausbildung von sekundären Zwischenleitbündeln zuerst ein normales Cambium im Bündelrohr anlegen, dann ein dieses umgebendes anormales; ferner auch bei *Tecoma radicans* (Sanio, 1864 I, p. 61), welche mittels eines anormalen Cambiums innerhalb des normalen Rohrbündels ein zweites Rohrbündel und zwar ein leptozentrisches bildet und durch dieses das lufthaltige Mark zusammendrückt. Sekundäres anormales Dickenwachstum ohne vorheriges normales findet sich z. B. bei *Mesembryanthemum* u. a. (de Bary, 1877, p. 608).

Drittens treten bei einigen Dikotyledonen außerhalb des normalen Rohrbündels unterbrochene anormale Cambien auf, welche große anormale Zylinderbündel außerhalb des normalen Rohrbündels bilden, so z. B. bei *Paullinia* (de Bary, 1877, p. 598).

Schließlich gibt es noch Cambien, welche nur nach einer Seite hin arbeiten und einen großen röhrenförmigen Tracheenteil bilden, in welchen einzelne kleine Siebteile zerstreut eingelagert sind, so z. B. bei *Strychnos* (de Bary, 1877, p. 596).

III b. Der Bau der Leitungsbahnen der Dikotyledonen vom Typus II (ein konzentrisches Leitbündel).

Dem im Typus I beschriebenen häufigsten Fall, daß das Leitungssystem dikotyler Pflanzen der Hauptsache nach aus einem Bündelrohr besteht, stehen zwei selten vorkommende Typen des Leitungssystems gegenüber. Da sie nur bei wenigen Spezies gefunden worden sind, durften sie als Anomalien bezeichnet werden. Der eine dieser Fälle ist der

Typus II. Das Leitungssystem besteht aus einem konzentrischen Rohrbündel.

Hierher gehören einige Sumpf- und Wasserpflanzen. Der Tracheenteil des Leitbündels dieser Pflanzen enthält entweder Strangverbindungen, so z. B. bei *Hippuris vulgaris*, *Myriophyllum verticillatum*, oder nicht, so bei *Callitriche platycarpa* und der Wasserform von *Myriophyllum proserpinacoides* (Fr. J. Meyer, 1917).

Eine kleine Modifikation dieses Typus stellt die Achse von *Trapa natans* dar; sie besitzt ein bikonzentrisches Rohrbündel ohne Strangverbindungen (Fr. J. Meyer, 1917).

III c. Der Bau der Leitungsbahnen der Dikotyledonen vom Typus III (Bündelgruppe aus konzentrischen Leitbündeln).

Gleichfalls nur bei wenigen Spezies gefunden ist der

Typus III. Das Leitungssystem besteht aus einer unregelmäßigen Bündelgruppe aus konzentrischen Leitbündeln¹⁾ mit zahlreichen Bündelverbindungen²⁾.

Die wichtigsten und bekanntesten Vertreter dieses Typus sind einige Spezies der Gattung *Primula*. Bei ihnen enthält die Achse der Keimpflanzen zunächst nur ein einziges axiales Leitbündel. An der Stelle, wo etwa das siebente Blatt inseriert ist, gabelt sich das Leitbündel zum ersten Male; weitere Gabelungen folgen bald darauf, und zwischen den einzelnen auf diese Weise entstandenen Leitbündeln werden zahlreiche Bündelverbindungen, welche konzentrische Leitbündel sind, angelegt. Je älter die Pflanze wird, je mehr Blätter also gebildet werden, desto mehr Leitbündel und Bündelverbindungen werden angelegt und um so komplizierter erscheint das Leitbündelnetz. Da jedes Leitbündel von einer Endodermis umgeben ist, so ist das Leitungssystem dieser Primeln dem mancher Filices vom Typus IV sehr ähnlich, bei diesen ist freilich mehr oder weniger zwischen dem Bündelrohr und den akzessorischen Leitbündeln zu unterscheiden (Kamiensky, 1875, p. 21 ff.; —, 1878, p. 168 ff.; Scott, 1890/91, p. 514 ff.; Gwynne-Vaughan, 1897, p. 317 ff.; Ricome, 1904, p. 468 ff.).

¹⁾ Ob diese konzentrischen Leitbündel Strangverbindungen enthalten, welche alle Tracheenstränge miteinander in Zusammenhang bringen, oder nur Strangverbindungen innerhalb bestimmter Gruppen von Tracheensträngen, muß noch mit Mikrotomschnittserien untersucht werden; im zweiten Falle müßten die „konzentrischen Leitbündel“ besser als Bündelrohre mit kollateralen Leitbündeln aufgefaßt werden (vgl. Fr. J. Meyer, 1917).

²⁾ Einen Übergang von diesem Typus zu dem Untertypus IV von Typus I mit akzessorischen Leitbündeln bilden *Primula spectabilis*, *P. latifolia*, *P. marginata* und *P. villosa* (Kamiensky, 1878, p. 171 ff.), bei welchen die in der Mitte der Bündelgruppe verlaufenden Leitbündel ein mehr oder weniger deutlich ausgeprägtes Bündelrohr bilden.

Zweitens gehören hierher die *Gunnera*-Arten. Auch sie sind den Filices vom Typus IV ähnlich; während aber bei den Farnen die Blattleitbündel sich am Rande der Blattlücken von dem Bündelrohre an dessen Außenseite abzweigen, treten bei den *Gunnera*-Arten die Blattleitbündel aus der Mitte der Bündelgruppe zwischen den äußeren Leitbündeln der Gruppe hindurch aus (Berkholtz, 1891, p. 7; Merker, 1889, p. 215 ff.; Schnegg, 1902, p. 161 ff.; Reimnitz, 1909, p. 17 ff.).

Als dritte Gruppe mit einem derartigen Leitungssystem reiht sich die Familie der Nymphaeaceen hier an. Diese besitzen ein zentrales Leitbündel und ein dieses umgebendes räumliches Bündelnetz; zwischen dem zentralen und den übrigen Leitbündeln sind zahlreiche Bündelverbindungen vorhanden (de Bary, 1877, p. 262; Gwynne-Vaughan, 1896 I; —, 1896 II).

IV. Der Bau der Leitungsbahnen der Monokotyledonen.

In dem Leitungssystem der meisten Monokotyledonen läßt sich nicht unterscheiden zwischen dem Bau in den Internodien und dem in den Knoten; dies ist auch bei Pflanzen mit gestreckten Internodien im allgemeinen nicht möglich; nur die nicht sehr zahlreichen Vertreter des Typus Ib und II bilden hierin eine Ausnahme.

1. Die Typen des Verlaufs der Leitbündel.

Typus I. Das Leitungssystem besteht aus einer Bündelgruppe mit unregelmäßiger Anordnung.

a) Die meisten Monokotyledonen besitzen ein aus einer Bündelgruppe mit unregelmäßiger Anordnung bestehendes Leitungssystem; der Verlauf der Leitbündel dieses am häufigsten vorkommenden Typus wird seit Mohl als „einfacher Palmtypus“ bezeichnet. Zwischen den einzelnen Leitbündeln bestehen im allgemeinen keine oder nur wenige Verbindungen, abgesehen von denen, welche an den Austrittsstellen der Blattspurleitbündel aus dem Zentralzylinder angelegt werden (de Bary, 1877, p. 272 ff.).

Im allgemeinen ist das Leitungssystem dieser Monokotyledonen nur ziemlich oberflächlich untersucht. Die einzige exakte Arbeit über diesen Gegenstand ist die aus dem botanischen Institut zu Marburg stammende Arbeit von Euker (1906) über das Rhizom von *Convallaria majalis*. Das Leitungssystem der *Convallaria* besteht aus kollateralen Leitbündeln am Rande des Zentralzylinders und leptozentrischen in der Mitte des Zentralzylinders. Die kollateralen Leitbündel verlaufen auf der Innenseite der Endodermis des Zentral-

zylinders, nur selten gabeln sie sich in zwei kollaterale, welche an der Oberfläche des Zentralzylinders weiter verlaufen und ebenfalls selten zweigt sich von ihnen ein leptozentrisches Leitbündel ab, um nach der Mitte des Zentralzylinders abzubiegen. Einige Internodien unterhalb ihrer Austrittsstelle aus dem Zentralzylinder biegen die kollateralen Leitbündel nach der Mitte des Zentralzylinders ab, dabei legt sich der Tracheenteil um den Siebteil herum, so daß das Leitbündel leptozentrisch wird. Dieses leptozentrische Leitbündel nähert sich — je nachdem es in die Mitte oder eine Seite der Blattbasis eintritt — mehr oder weniger der Mitte des Zentralzylinders. Häufig gabeln sich die konzentrischen Leitbündel in zwei. Kurz vor dem Austritt aus dem Zentralzylinder biegen die konzentrischen Leitbündel dann gegen dessen Rand um und treten hier, nachdem sie wieder kollateral geworden sind, mit zwei (jederseits einem) kollateralen Leitbündel in seitliche Berührung. An jedes dieser kollateralen Leitbündel gibt das Blattspurleitbündel einen Teil seiner Elemente ab, bildet also mit den kollateralen Leitbündeln Verbindungen im engeren Sinne, und tritt dann als kollaterales Leitbündel aus dem Zentralzylinder aus. Außerdem kommen in Ausnahmefällen auch Leitbündelverbindungen zwischen konzentrischen Leitbündelverbindungen vor. Sekundär entstehen schließlich noch Verbindungen durch den Ansatz der Nebenwurzeleitbündel.

b) Dieser Verlauf kann dadurch komplizierter werden, daß zwischen den Leitbündeln der Bündelgruppe Verbindungen in größerer Anzahl angelegt werden, so in den knolligen Achsen von Aroideen und in gestreckten Achsen vieler Gräser. Bei den letzteren sind die Verbindungen besonders in den Knoten ausgebildet (de Bary, 1877. p. 275; Haberlandt, 1909, p. 346 ff.).

c) Weitere Komplikationen können zustande kommen, daß die aus dem Zentralzylinder austretenden Leitbündel durch mehrere Internodien im Peridrom verlaufen, z. B. in vielen Rhizomen, sowie bei Palmen. Bei einigen Monokotyledonen verlaufen diese Leitbündel zum Teil dicht unter der Oberfläche des Stammes (de Bary, 1877, p. 277).

Typus II. Das Leitungssystem besteht aus zwei konzentrisch gelagerten Bündelrohren.

Während bei dem Palmentypus die Leitbündel am dichtesten am Rande des Zentralzylinders liegen, ist bei einigen Monokotyledonen die Anordnung im Querschnitt die umgekehrte. Bei diesen (Commeleinen-Typus de Bary's) sind einige Leitbündel, und zwar die größten, zu einem dichten Bündelrohr vereinigt in der Mitte der Achse. Ein zweites lockeres Bündelrohr aus kleinen Leitbündeln umgibt das erste; seine Leitbündel haben sich in dem Knoten unter-

halb der betrachteten Stelle von den großen abgezweigt und treten im nächstfolgenden Knoten, also nach Durchlaufen eines Internodiums, in die Blätter ein. Außerdem enthält die Achse oft noch ein drittes peripheres Bündelrohr aus sehr kleinen Leitbündeln, welche in den Vegetationspunkt hineinlaufen. Verbindungen zwischen diesem äußersten Bündelrohr und den übrigen existieren, soweit es bekannt ist, nicht.

Typus III. Einige *Potamogeton*-Arten enthalten in ihren Achsen eine dichte Bündelgruppe in einem engen Zentralzylinder; außerhalb davon verlaufen einige peridromständige Leitbündel. Die Tracheen werden resorbiert, so daß an Stelle des Tracheenteils ein lysigener Intercellulargang entsteht (de Bary, 1877, p. 281 ff.; Schenck, 1886).

2. Der Bau der Leitbündel.

Die Leitbündel der Monokotyledonenachsen sind stets geschlossen (Laux, 1887). Nach Russow (1875) sind sie meist kollateral, besonders in oberirdischen Achsen; spezielle Beispiele finden sich auch bei de Bary (1877, p. 335, 343), Euker (1906), Rothert (1885; 1909), Wille (1915). Außerdem kommen konzentrische leptozentrische Leitbündel besonders in vielen Rhizomen vor (de Bary, 1877, p. 353; Rothert, 1885, p. 47; Laux, 1887, p. 14; Möbius, 1887, p. 22—23).

IV a. Das sekundäre Dickenwachstum der Stämme der baumartigen Liliifloren.

Nur wenige Monokotyledonenstämme (baumartige Liliifloren) zeigen sekundäres Dickenwachstum; dieses unterscheidet sich, abgesehen davon, daß es nur sehr langsam fortschreitet, von dem der Dikotyledonen und Gymnospermen wesentlich. Aus den der Bündelgruppe nächstliegenden Parenchymzellen des Grundgewebes entsteht ein rings geschlossenes Cambium, welches zunächst nur nach der Innenseite neue Zellen bildet, später auch nach außen Parenchymzellen abscheidet. Die nach innen geschiedenen Zellen werden zum Teil zu Tracheen und Siebröhren und zum Teil zu Parenchym; und so entstehen neue geschlossene Leitbündel. Das Querschnittsbild der Stämme ändert sich — abgesehen von der Vermehrung der Leitbündel — nicht durch dieses sekundäre Dickenwachstum; die sekundären Leitbündel liegen nur im allgemeinen viel dichter aneinander als die primären. Der Verlauf der sekundären Leitbündel ist unbekannt (Barsickow, 1901; Carano, 1909; Kraus, 1911; Schoute, 1903; —, 1907; —, 1912; Strasburger, 1906).

V. Literatur über die Leitungsbahnen in den vegetativen Achsen der Angiospermen.

- 1) *Acqua, C.*, Sulla distribuzione dei fasci fibrovascolari nel loro decorso dal fusto alla foglia. Annuario del R. istituto botanico di Roma 1887.
- 2) *Arber, A.*, The Cactaceae and the Study of Seedlings. The New Phytologist IX, p. 333—337. London 1910.
- 3) *Bailey, J. W.*, The Relation of the Leaf-Trace to the Formation of Compound Ray in the Lower Dicotyledons. Annals of Botany XXV, p. 225—230. London 1911.
- 4) *Bailey und Sinnott*, Investigations on the Phylogeny of the Angiosperms. Botanical Gazette LVIII, p. 36—58. Chicago 1914.
- 5) *Baranetzky, J.*, Recherches sur les faisceaux bicollatéraux. Annales des sciences naturelles, botanique, Ser. 8, Bd. 12, p. 261—332. Paris 1900.
- 6) *Barsickow, M.*, Über das sekundäre Dickenwachstum der Palmen in den Tropen. Verhandlungen der physikalischen Gesellschaft (N. F.), 34, p. 213—245. Würzburg 1901.
- 7) *de Bary, A.*, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.
- 8) *Baum*, Über Veränderungen der Blattspurstränge immergrüner Pflanzen durch das sekundäre Dickenwachstum. Natur und Offenbarung 49, p. 742—748. Münster 1903.
- 9) *Behunck, H.*, Zur Anatomie von *Oenanthe crocata* L. Dissertation. Kiel 1879.
- 10) *Berkholtz, W.*, Beiträge zur Morphologie und Anatomie von *Gunnera manicata*. Bibliotheca botanica, Heft 24. Cassel 1891.
- 11) *Bonnier, G.*, Sur l'ordre de formation des éléments du cylindre central dans la racine et dans la tige. Comptes Rendus de l'Académie des sciences 131, p. 781. Paris 1900.
- 12) —, Sur la différenciation des tissus vasculaires de la feuille et de la tige. Comptes Rendus de l'Acad. des sciences 131, p. 1276. Paris 1900.
- 13) *Boodle, L. A. und Worsdell, W. C.*, On the Comparative Anatomy of the Casuarinae with Special Reference to the Gnetaceae and Cupuliferae. Annals of Botany VIII, p. 231—264. London 1894.
- 14) *Brezina, P.*, Beiträge zur Anatomie des Holzes der Compositen. Wiener Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften 115, Abt. 1, p. 367—385. Wien 1906.
- 15) *Briosi, G. und Tognini, F.*, Intorno alla anatomia della Canapa. Parte seconda: Organi vegetativi. Atti Ist. Bot. Univ. di Pavia IV. 1896.
- 16) *Bücher, H.*, Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Jahrbücher f. wissensch. Botanik 43. Leipzig 1906.
- 17) *Capus, G.*, Anatomie du tissu conducteur. Annales des sciences naturelles botanique, 6. Serie, Bd. 7, p. 209 ff. Paris 1879.
- 18) *Carano, E.*, Osservazione sull'accrescimento secondario del caule delle Monocotiledoni. Atti Rend. Accad. Lincei Roma XVIII, p. 127—130. 1900.
- 19) *Chatin, Ad.*, Du nombre et la symétrie des faisceaux libéro-ligneux du pétiole dans la mesure de la gradation des espèces végétales. Comptes Rendus Acad. Sci., Bd. 125, 126 u. 127. Paris 1897/98.
- 20) *Chauveaud, C.*, Mode de formation du faisceaux libéro-ligneux chez les Monocotylédones. Bulletin de la Société botanique de France, 4. Serie, Bd. 7, p. 202 ff. Paris 1907.

- 21) *Chauveaud, C.*, Recherches sur les tissus transitoires du corps végétatif des plantes vasculaires. Annales des sciences naturelles, Botanique, 9. Serie, Bd. 12, p. 1—70. Paris 1910.
- 22) —, L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. Ann. d. sci. nat., Bot., 9. Serie, Bd. 13, p. 113—439. Paris 1911.
- 23) *Christ*, Vergleichende Anatomie des Laubstengels der Caryophyllaceen usw. Diss. Marburg 1887.
- 24) *Chrysler, M. A.*, Development of the Central Cylinder of Araceae and Liliaceae. Botanical Gazette, Bd. 38, p. 161—184. Chicago 1904.
- 25) *Clarc, A. M.*, Secondary Thickening in *Kendrickia Walkeri* Hook. f. Annals of Botany XXI, p. 361—367. London 1907.
- 26) *Col, M.*, Sur les relations des faisceaux médullaires et des faisceaux dits surnuméraires avec les faisceaux normaux. Journal de Botanique XVI, N. 7. Paris 1902.
- 27) *Col, A.*, Disposition des faisceaux dans la tige et les feuilles de quelques Dicotylédones. Thèse Paris 1904. Auch in den Ann. d. sci. nat., Bot., 8. Serie, Bd. 20, p. 1—288.
- 28) *Compton, R. H.*, Theories of the Anatomical Transition from Root to Stem. The New Phytologist XI, p. 13—25. 1912.
- 29) —, An Investigation of the Seedling Structure in the Leguminosae. Journ. Linn. Soc., June 1912, Bd. 41, p. 1—122.
- 30) *Costantin, J.*, Etude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones. Ann. d. sci. nat., bot., 6. Serie, Bd. 16, p. 5—176. Paris 1883.
- 31) *Coulter*, Recent Advances in the Study of Vascular Anatomy. 1. Vascular Anatomy and Reproductive Structures. American Naturalist, N. Y. 43. New York 1909.
- 32) *Courchet*, Etude anatomique sur les Ombellifères et sur les principales anomalies de structure que présentent leurs organes végétatifs. Ann. d. sci. nat., Bot., 6. Serie, Bd. 17, p. 107—129. Paris 1884.
- 33) *Dangeard*, Recherches sur la mode d'union de la tige et de la racine chez les Dicotylédones. Le Botaniste, 1. Serie. Caen 1889.
- 34) *Dannemann, J. F.*, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Mesembryanthemen. Diss. Halle 1883.
- 35) *Dennert, E.*, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Laubstengels der Cruciferen. Diss. Marburg 1884.
- 36) *Dodel, A.*, Der Übergang des Dikotyledonenstengels in die Pfahlwurzel. Pringsheim's Jahrb. VIII, p. 149—193. Leipzig 1872.
- 37) *Drabble, E.*, The Transition from the Stem to Root in Some Palm-Seedlings. The New Phytologist V, p. 56—66. London 1906.
- 38) *Dutailly, M. G.*, Recherches anatomiques et organogéniques sur les Cucurbitacées et les Passiflorées. Association Française pour l'avancement des sciences. Congrès de Montpellier 1879.
- 39) *Eichler, A. W.*, Über die Verdickungsweise der Palmstämme. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Berlin, Bd. 28, p. 501. 1886.
- 40) *Engler-Gilg*, Syllabus der Pflanzenfamilien. 7. Aufl. Berlin 1912.
- 41) *Euker, R.*, Zum Leitbündelverlauf von *Convallaria majalis*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 24, p. 330—339. Berlin 1906.
- 42) *Falkenberg, P.*, Über das sekundäre Dickenwachstum der Mesembryanthemen. Botanische Zeitung 1876, p. 317 ff.
- 43) *de Fraine, E.*, The Seedlings Structure of Certain Cactaceae. Annals of Botany, Bd. XXIV, p. 125—175. London 1910.
- 44) *Fritsch*, Die Keimpflanzen der Gesneraceen. Jena 1904.

- 45) *Fron, G.*, Sur la structure anatomique de la tige de Betterave. Comptes Rendus Acad. Sci., Bd. 127, p. 397—400. Paris 1898.
- 46) —, Recherches anatomiques sur la racine et la tige des Chenopodiacees. Ann. d. sci. nat., bot., 8. Serie, Bd. 9, p. 157—240. Paris 1899.
- 47) *Geiger, F.*, Anatomische Untersuchungen über die Jahresringbildung von *Tectona grandis*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 55, p. 521—607. 1915.
- 48) *Gérard*, Recherches sur le passage de la racine à la tige. Ann. d. sci. nat., Bot., 6. Serie, Bd. 11, p. 279—430. Paris 1881.
- 49) —, Structure de l'axe des *Oenantes*. Bull. Soc. bot. France, Bd. 30, p. 299—303. Paris 1883.
- 50) *Gerresheim, E.*, Über den anatomischen Bau und die damit zusammenhängende Wirkungsweise der Wasserbahnen in Fiederblättern der Dikotyledonen. Bibliotheca botanica, Heft 81. Stuttgart 1912. Auch Diss. Marburg.
- 51) *Gnentsch, F.*, Über radiale Verbindungen der Gefäße und des Holzparenchyms zwischen aufeinander folgenden Jahresringen dikotyler Laubbäume mit besonderer Berücksichtigung der einheimischen Arten. Flora, Bd. 71, p. 309—335. Regensburg 1888.
- 52) *Gravis, A.* und *Constantinesco, A.*, Contribution à l'anatomie des Amaranthacées. Arch. Inst. Bot., Liège IV, p. 5—50. 1907.
- 53) *Gravis, A.* und *Doceel, P.*, Anatomie comparée du *Chlorophytum elatum* (Ait) et du *Tradescantia virginica* (L.). Arch. Inst. Bot., Liège II. Brüssel 1900.
- 54) *Gwynne-Vaughan, D. T.*, A New Case of Polystely in Dicotyledons. Annals of Botany, Bd. X, p. 289—291. London 1896.
- 55) —, The Arrangement of the Vascular Bundles in Certain Nymphaeaceae. Annals of Botany X, p. 624—625. London 1896.
- 56) —, On Polystely in the Genus *Primula*. Annals of Botany XI, p. 307—325. London 1897.
- 57) *Haberlandt, G.*, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1909.
- 58) *Hanstein, J.*, Über gürtelförmige Gefäßstrangverbindungen in den Knoten dikotyler Gewächse. Abh. d. Berliner Akad. d. Wiss. 1857.
- 59) —, Über den Zusammenhang der Blattstellung mit dem Bau des dikotylen Holzringes. Pringsheim's Jahrbücher I, p. 233—283.
- 60) *Haslinger, H.*, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Juncaceen. Sitzungsberichte d. K. Akad. d. Wiss. Wien, 1, CXXIII, p. 1147—1194. Wien 1914.
- 61) *Heinricher*, Der abnorme Stengelbau der Centaureen, anatomisch-physiologisch betrachtet. Ber. d. D. Bot. Ges. 1883, p. 122—129.
- 62) *Hérail*, Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones. Ann. d. sci. nat., Bot., 7. Serie, Bd. 2, p. 243 ff. Paris 1885.
- 63) *Hill, A. W.*, Morphology and Seedling Structure of the Geophilous Species of *Peperomia*. Annals of Botany XX, p. 395—427. London 1906.
- 64) *Hill, T. G.*, The Seedling Structure of Certain Piperaceae. The New Phytologist II, p. 46—47. London 1904.
- 65) —, On the Seedling Structure of Certain Piperales. Annals of Botany XX, p. 161—176. London 1906.
- 66) —, On the Seedling Structure of Certain Centrospermae. Annals of Botany XX, p. 473—474. London 1906.
- 67) *Hill, T. G.* und *de Fraine, E.*, On the Seedling Structure of Certain Centrospermae. Annals of Botany XXVI, p. 175—199. London 1912.
- 68) —, —, On the Influence of the Structure of the Adult Plant upon the Seedling. The New Phytologist XI, p. 319—332. London 1912.

- 69) **Hill, T. G.**, A Consideration of the Facts Relating to the Structure of Seedlings. *Annals of Botany* XXVII, p. 257—272. London 1913.
- 70) **Hollendonner, F.**, Über die Anatomie des Stengels von *Alyssum Arduini*. *Botan. Közlem.* VIII, 1909, p. 26—40. (Ungarisch mit deutscher Zusammenfassung.)
- 71) **Hollstein**, Über den Gefäßbündelverlauf im Stamme der Gesneraceen. *Diss.* Halle 1878.
- 72) **Holm, Th.**, *Ruellia* and *Dianthera*; an Anatomical Study. *Botanical Gazette* 43, p. 308—329. Chicago 1907.
- 73) **Janse, J. M.**, Die Mitwirkung der Markstrahlen bei der Wasserbewegung im Holze. *Jahrbücher f. wiss. Bot.*, Bd. 18, p. 1—69. Berlin 1889.
- 74) **Jeffrey, E. C.**, The Morphology of the Central Cylinder in Vascular Plants. Report Brith. Association for the Advancement of Science, Toronto 1897, p. 869.
- 75) —, The Morphology of the Central Cylinder in the Angiosperms. *Trans. Canad. Inst.* VI, p. 599. 1899.
- 76) **Jodin, H.**, Structure de l'axe hypocotylé chez les Borraginacées. *Comptes Rendus* ass. Franc., Bd. 31. Paris 1903.
- 77) **Johnson, D. S.**, On the Development of Certain Piperaceae. *Botanical Gazette* XXXIV, p. 321—340. Chicago 1902.
- 78) **Jones, R.**, The Development of the Vascular Structure of *Dianthera americana*. *Bot. Gaz.* 54, p. 1—30. Chicago 1912.
- 79) **Juel, H. O.**, De tela fibrovasali *Veronica longifolia* L. Om byggnaden och utvecklingen af stammens fibrovasalväfnad hos *Veronica longifolia* L. (Über den Bau und die Entwicklung des Fibrovasalgewebes des Stammes von *Veronica longifolia*.) Mit deutscher Zusammenfassung. *Acta Horti Bergiani*, Bd. 2. Stockholm 1892.
- 80) **Kamiensky, F.**, Zur vergleichenden Anatomie der Primeln. *Diss.* Straßburg 1875.
- 81) —, Vergleichende Anatomie der Primulaceen. *Abh. d. naturf. Ges. z. Halle*, Bd. XIV, p. 200. 1878.
- 82) **Kraemer, H.**, *Viola tricolor* L. in morphologischer, anatomischer und biologischer Beziehung. *Diss.* Marburg 1897.
- 83) **Kränzlin, H.**, Dickenwachstum der Palme *Euterpe oleracea*. *Ber. d. D. Bot. Ges.*, Bd. 24, p. 483—489. Berlin 1906.
- 84) **Kraus, G.**, Über Dickenwachstum der Palmstämme in den Tropen. *Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg*, Bd. XXIV, p. 34—44. Leiden 1911.
- 85) **Kruch, O.**, Fasci midollari di Cichoriacees. *Ann. R. Inst. Bot. Roma* 1890.
- 86) **Krüger, F.**, Der anatomische Bau des Stengels bei den Compositae Cichoriaceae. *Diss.* Göttingen 1898.
- 87) **Lamorlette, S.**, Remarques sur la tige et la feuille des Népruns (*Rhamnus*). *Thèse Dipl. Et. sup.* Paris 1908.
- 88) **Laux, E.**, Beiträge zur Kenntnis der Leitbündel im Rhizome monokotyler Pflanzen. *Diss.* Berlin 1887.
- 89) **Lee, E.**, Observations on the Seedling Anatomy of Certain Sympetalae. I. Tubiflorae. *Ann. of Botany* XXVI, p. 727—746. London 1912.
- 90) —, Dasselbe. II. Compositae. *Ann. of Bot.* XXVIII, p. 303—331. London 1914.
- 91) **Lenfant**, Contribution à l'anatomie des Rénonculacées: Le genre *Delphinium*. *Arch. Inst. Bot. Liège*, Bd. I. 1897.
- 92) **Lestiboudois, Th.**, Structure des Hétérogènes. *Comptes Rendus*, Bd. 75, p. 567 ff. Paris 1872.
- 93) **Lignier, O.**, Anatomie des Calycanthacées, des Melastomacées et des Myrtacées. *Diss.* Paris 1887.

- 94) *Linsbauer, K.*, Zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Cusiope tetragona*. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 109, Abt. 1. 1900.
- 95) *Lotsy, J. P.*, Vorträge über botanische Stammesgeschichte, Bd. III. 1911.
- 96) *Maneval, W. E.*, The Development of *Magnolia* and *Liriodendron*, including a Discussion of the primitivness of the Magnoliaceae. Bot. Gazette, Bd. 57, p. 1—32. Chicago 1914.
- 97) *Mansion*, Contribution à l'anatomie des Rénonculacées: Le *Thalictrum flavum* L. Arch. de l'Inst. bot. Liège, Bd. I. Brüssel 1897.
- 98) *Marié*, Recherches sur la structure des Rénonculacées. Ann. d. sc. nat., Bot., 6. Serie, Bd. 20, p. 1—180. Paris 1885.
- 99) *Markfeldt, O.*, Über das Verhalten der Blattspurstränge immergrüner Pflanzen beim sekundären Dickenwachstum des Stammes oder Zweiges. Flora 1885, p. 33 ff.
- 100) *Mellor, A. E.*, The Seedling Structure of *Dryas*. Naturalist, No. 656, p. 310—312. London 1911.
- 101) *Merker, P.*, *Gunnera macrophylla*. Flora 72, p. 211—232. Marburg 1889.
- 102) *Meyer, Fr. J.*, Bau und Ontogenie des Wasserleitungssystems der vegetativen Organe von *Viola tricolor* var. *arvensis*. Diss. Marburg 1915.
- 103) —, Die Stelärtheorie und die neuere Nomenklatur zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen der höheren Pflanzen. Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. 33, Abt. 1, p. 129—168. Dresden 1916.
- 104) —, Über die Leitbündel einiger untergetauchter Wasserpflanzen und einiger Sumpfpflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 35, Artikel 16. Berlin 1917.
- 105) *Michael, P. O.*, Vergleichende Untersuchungen über den Bau des Holzes der Compositen, Caprifoliaceen und Rubiaceen. Diss. Leipzig 1885.
- 106) *Micheels, H.*, Contribution à l'étude anatomique des organes végétatifs et floraux chez *Carludovica plicata* Kl. Arch. Inst. Bot. Liège II. Brüssel 1900.
- 107) *Möbius, M.*, Untersuchungen über die Morphologie und Anatomie der monokotyledonen-ähnlichen Eryngien. Pringsheim's Jahrbücher XIV, p. 379—425. Leipzig 1884.
- 108) —, Über das Vorkommen konzentrischer Gefäßbündel mit zentralem Phloem und peripherem Xylem. Ber. d. D. Bot. Ges., Berlin 1887, p. 2—23.
- 109) *Moeller, J.*, Holzanatomie. Denkschrift der kais. Akad. Wiss. 1876.
- 110) *Mohl, H. v.*, De structura palmarum. 1831.
- 111) —, Über die Cambiumschicht des Stammes der Phanerogamen und ihr Verhältnis zum Dickenwachstum desselben. Botan. Zeitung, Bd. 16, p. 185 ff. Leipzig 1858.
- 112) *Montemartini, D. L.*, Contribuzione allo studio del passaggio dalla radice al fusto. Atti dell' Ist. Bot. Pavia, Nuova Serie, Bd. 6. 1898.
- 113) —, Seconda contribuzione allo studio del passaggio dalla radice al fusto. Atti dell' Ist. Bot. Pavia, Nuova Serie, Bd. 6. 1899.
- 114) —, Contributo allo studio della anatomia comparata delle Aristolochiaceae. Atti dell' Ist. Bot. dell' Univ. Pavia, N. S., Bd. 7. 1902.
- 115) *Müller, H.*, Über die Metakutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monokotyledonen. Botan. Zeitung 1906. Auch Diss. Marburg.
- 116) *Mylius, G.*, Das Polyderm. Eine vergleichende Untersuchung über die physiologischen Scheiden Polyderm, Periderm und Endodermis. Bibliotheca botanica, Heft 79, Stuttgart 1912. Auch Dissertation Marburg.
- 117) *Nägeli*, Das Wachstum des Stammes und der Wurzeln bei den Gefäßpflanzen und die Anordnung der Gefäßstränge im Stengel. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik I. Leipzig 1858.

- 118) *Nemnich, H.*, Über den anatomischen Bau der Achse und die Entwicklungsgeschichte der Gefäßbündel bei den Amaranthaceen. Diss. Erlangen 1894.
- 119) *Nestel, A.*, Beiträge zur Kenntnis der Stengel- und Blattanatomie der Umbelliferen. Diss. Zürich 1905.
- 120) *Petersen, O. G.*, Bikollaterale Karbundter og beslægtede Dannelser (Bikollaterale Gefäßbündel und verwandte Bildungen. Ein Beitrag zur Anatomie des dikotylen Stengels). Diss. Kopenhagen 1882.
- 121) —, Über das Auftreten bikollateraler Gefäßbündel in verschiedenen Pflanzenfamilien und über den Wert derselben für die Systematik. Engler's Botanische Jahrbücher, Bd. 3, p. 359—402. Leipzig 1882.
- 122) *Plowman, A. B.*, Comparative Anatomy and Phylogeny of the Cyperaceae. Annals of Botany, Bd. XX, p. 1—30.
- 123) *Reichardt, H. W.*, Über das zentrale Gefäßbündelsystem einiger Umbelliferen. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., math.-nat. Klasse, Bd. XXI, Heft 1. 1856.
- 124) *Reimnitz, J.*, Morphologie und Anatomie von *Gunnera magellana*. Diss. Kiel 1909.
- 125) *Ricome, H.*, Passage de la racine à la tige chez l'Auricule. Comptes Rendus, Bd. 139, p. 468—470. Paris 1904.
- 126) *Rikli, M.*, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen mit besonderer Berücksichtigung der inneren Parenchymscheide. Pringsheim's Jahrbücher, Bd. 27, p. 485—580. Berlin 1895.
- 127) *Rippel, A.*, Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Wasserbahnen der Dikotylenblätter mit besonderer Berücksichtigung der handnervigen Blätter. Bibliotheca botanica, Heft 82. Stuttgart 1913. Auch Diss. Marburg.
- 128) *Rothert, W.*, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Differenzen im primären und sekundären Bau der Stengel und Rhizome krautiger Pflanzen. Dissertation. Dorpat 1885.
- 129) —, Über die anatomischen Differenzen der Gattung *Dracaena* und *Cordyline*. Bulletin du Département de l'agriculture aux Indes néerlandaises, Nr. 24, Buitenzorg 1909.
- 130) *Russow, E.*, Betrachtungen über die Grundgewebe und Leitbündel aus vergleichend-morphologischem Standpunkt. Jubiläumsschrift der kgl. Universität Dorpat 1875.
- 131) *Sanio, C.*, Notiz über Verdickung des Holzkörpers auf der Markseite von *Tecoma radicans*. Botanische Zeitung, Bd. 22, p. 61. Leipzig 1864.
- 132) —, Über endogene Gefäßbildung. Botan. Zeitung, Bd. 22, p. 193 ff. Leipzig 1864.
- 133) *Sargent, E.*, A New Type of the Transition from Stem to Root in the Vascular System of Seedlings. Annals of Botany, Bd. 14, p. 633—638. London 1900.
- 134) —, A Theory of the Origin of Monocotyledons, founded on the Structure of their Seedlings. Annals of Botany, Bd. 17, p. 1—92. London 1903.
- 135) *Sauerbrey, Fr.*, Leitbündelverbindungen im krautigen Dikotyledonenstengel. Diss. Jena 1914. Teildruck der folgenden Arbeit.
- 136) —, Leitbündelverbindungen im krautigen Dikotyledonenstengel. Jenaische Zeitschrift, Bd. 53, Heft 2.
- 137) *Schellenberg, H. C.*, Zur Entwicklungsgeschichte des Stammes von *Aristolochia siphon*. Botan. Untersuchungen, S. Schwendener dargebracht. Berlin 1899.
- 138) *Schenck, H.*, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibliotheca botanica, Heft 1. Stuttgart 1886.

- 139) *Schnegg, H.*, Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Gunnera*. Flora. Bd. 90, p. 161—208. Marburg 1902.
- 140) *Schoute, J. C.*, Die Stammesbildung der Monokotyledonen. Flora, Bd. 92, p. 32—42. Marburg 1903.
- 141) —, Über die Verdickungsweise des Stammes von *Pandanus*. Ann. d. Jard. bot. d. Buitenzorg, Bd. XXI, p. 120. Leiden 1907.
- 142) —, Über das Dickenwachstum der Palmen. Ann. d. Jard. bot. d. Buitenzorg, Bd. 26, p. 1—209. Leiden 1912.
- 143) *Schulz, P.*, Anatomische Studien über das anormale Dickenwachstum von *Bignonia equinoctialis*. Flora, Bd. 67, p. 198—204. Regensburg 1884.
- 144) *Schumann*, Beitrag zur Anatomie des Compositenstengels. Botan. Centralbl., Bd. 41, p. 193—196. Cassel 1890.
- 145) *Scott, D. H.*, Origin of Polystely in Dicotyledons. Annals of Botany, Bd. 5, p. 514—517. London 1890—1891.
- 146) *Scott, R.* und *Sargent, E.*, On the Development of *Arum maculatum* from the Seed. Ann. of Bot., Bd. 12, p. 399—414. London 1898.
- 147) *Servettaz, C.*, Monographie des Eléagnacées. Beihefte zum Botan. Centralblatt 2, XXV, p. 1—421. Leipzig 1909.
- 148) *Smith, W.*, The Anatomy of Some Sapotaceous Seedlings. Trans. Linn. Soc. Lond. VII, Bot., Pt. II, p. 189—200. London 1909.
- 149) *Solander, H.*, Über den systematischen Wert der Holzstruktur bei den Dikotyledonen. München 1885.
- 150) —, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Aristolochiaceen usw. Engler's Jahrbücher, Bd. 10, p. 410—524. Leipzig 1889.
- 151) —, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart 1899. Ergänzungsband. Stuttgart 1908.
- 152) *Sostarič, M.*, Anatomische Untersuchungen über den Bau des Stammes der Salicineen. Sitz-Ber. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Klasse, Bd. 107, 1, p. 1210—1212. Wien 1899.
- 153) *Sterckx, R.*, Contribution à l'anatomie des Renonculacées: la tribu des Clématides. Arch. de l'inst. bot. Liège, Bd. I. 1897.
- 154) —, Recherches anatomiques sur la l'embryon et les plantules dans la famille des Renonculacées. Arch. Inst. Bot. Liège, Bd. II, p. 1—120. Bruxelles 1900.
- 155) *Strasburger, E.*, Histologische Beiträge, Heft III: Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.
- 156) —, Über die Verdickungsweise der Stämme von Palmen und Schraubenbäume. Jahrbücher f. wiss. Bot., Bd. 43, p. 580—628. 1906.
- 157) *Tansley, A. G.* and *Thomas, E. N.*, Root Structure in the Central Cylinder of the Hypocotyl. The New Phytologist, Bd. 3, p. 104—106. London 1904.
- 158) *van Tieghem, Ph.*, Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées. Bull. Soc. Bot. de France, Bd. 29, p. 277—284. 1882.
- 159) —, Eléments de Botanique, 3. Aufl. Paris 1898.
- 160) —, Structure de la tige des Calycanthacées. Ann. d. sci. nat., Bot., Serie 8, Bd. 19, p. 305—320. Paris 1904.
- 161) —, Une Graminée à tige schizostélisque. Ann. d. sci. nat., Bot., Serie 9, Bd. 5, p. 371—374. Paris 1907.
- 162) *van Tieghem, Ph.* und *Douliot, H.*, Sur la Polystélie. Ann. d. sci. nat., Bot., 7. Serie, Bd. 3, p. 275—322. Paris 1886.
- 163) *Tognini, F.*, Sopra il percorso dei fasci libro-legnosi primarii negli organi vegetativi de Lino (*Linum usitatissimum*). Atti dell' Ist. Bot. di Pavia, Serie I, Bd. 2, p. 154. 1890.

- 164) *Tondera, F.*, Das Gefäßbündelsystem der Cucurbitaceen. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Klasse, Bd. 112, Abt. 1, 1903, p. 23—60.
- 165) —, Über den inneren Bau des Sprosses von *Vitis vinifera*. Bull. Intern. Akad. Krakow, 1904, p. 91—96.
- 166) *Tschermak*, Über die Bahnen von Farbstoff- und Salzlösungen in dikotylen Kraut- und Holzgewächsen. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., math.-nat. Klasse, Bd. 105, Abt. 1, Wien 1896.
- 167) *Ursprung, A.*, Zur Periodizität des Dickenwachstums in den Tropen. Botan. Zeitung 1904.
- 168) —, Über die Dauer des primären Dickenwachstums. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 24, p. 489—497. Berlin 1906.
- 169) —, Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums an Krautpflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 24, p. 498—501. Berlin 1906.
- 170) —, Die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums. Biologisches Centralblatt, Bd. 26, p. 257—272. Leipzig 1906.
- 171) *Wager, H. A.*, Secondary Thickening in *Amaranthus spinosus*. Rep. Brit. Ass. 1904, p. 783—784. London 1905.
- 172) *Weiß, J. E.*, Das markständige Gefäßbündelsystem einiger Dikotylen in seiner Beziehung zu den Blattspuren. Botan. Centralblatt 1883, III, p. 280 ff.
- 173) *Westermaier*, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Pflanzen. Monatsberichte der kgl. Akad. der Wiss. Berlin 1881, p. 1050 ff.
- 174) *Wettstein, F.*, Entwicklung der Beiwurzeln einiger dikotylen Sumpf- und Wasserpflanzen. Beih. z. Bot. Centralbl. XX, 2, p. 1—66. Dresden 1906.
- 175) *Wieler, A.*, Über den Anteil des sekundären Holzes der dikotylen Gewächse an der Saftleitung und über die Bedeutung der Anastomosen für die Wasserversorgung der transpirierenden Flächen. Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Bot., Bd. 19, p. 82—137. Berlin 1888.
- 176) *Wilke, F.*, Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Mesembryanthemum*. Dissertation. Halle 1913.
- 177) *Wille, F.*, Anatomisch-physiologische Untersuchungen am Gramineenrhizom. Dissertation. Bern 1915.
- 178) *Wonisch, F.*, Über den Gefäßbündelverlauf bei den Cyrtendroideen. Anzeiger d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Klasse, Bd. 46, p. 74—75. 1909.
- 179) —, Über den Gefäßbündelverlauf bei den Cyrtendroideen. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 118, Abt. 1, p. 453. 1909.
- 180) *Worsdell, W. C.*, The Nature of the Vascular System of the Stem in Certain Dicotyledonous Orders. Rep. Brit. Ass. 1902, p. 814—815. London 1909. Auch in Annals of Botany, Bd. 16, p. 599—600.
- 181) —, Internal phloem in *Myristica*. Annals of Botany, Bd. XXII, p. 526—527. London 1908.
- 182) —, A Study of the Vascular System in Certain Orders of the Ranales (Ranunculaceae, Magnoliaceae, Calycanthaceae, Anonaceae and Berberideae). Annals of Botany, Bd. 22, p. 651—682. London 1908.
- 183) —, The Origin and Meaning of Medullary (Intraxylary) Phloem in the Stems of Dicotyledons. I. Cucurbitaceae. Annals of Botany, Bd. 29, p. 567—590. London 1915.
- 184) *Ziegler*, Über den Verlauf der Gefäßbündel im Stengel der Ranunculaceen. Dissertation. Erlangen 1895.

IV. Teil.

Allgemeine Schlußbemerkungen.**I. Übersicht über das Vorkommen der verschiedenen Typen der Vermehrung der Leitelemente in den einzelnen Klassen der Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen.**

Bei der Beschreibung der Leitungssysteme und ihrer Entwicklung in den einzelnen betrachteten Klassen haben wir die verschiedensten Arten sekundären Zuwachses kennen gelernt, und da die einzelnen Typen der sekundären Vermehrung der Leitelemente keineswegs je auf eine Gruppe verwandter Pflanzen beschränkt sind, sondern vielmehr bei verwandtschaftlich sich sicher nicht nahstehenden Klassen wiedergefunden wurden, so dürfte es sich wohl verlohnen, noch eine kurze Übersicht über die Typen und ihre Verbreitung zu geben.

Die einfachste Art sekundären Zuwachses im Leitungssystem ist wohl die, welche vermittelt der Meristeme der Leitbündel geschieht; sie findet sich bei den Isoetales (s. S. 541), einigen Cycadeen (s. S. 553) und Dikotyledonen (s. S. 568). Bei den Isoetales ist es das Meristem eines einzelnen konzentrischen Leitbündels, bei den Cycadeen und Dikotyledonen die Meristeme der kollateralen Leitbündel des Rohrbündels, welche die sekundären Elemente bilden, ohne dabei aber den Charakter ihrer Leitbündel zu verändern. Dieses sekundäre Leitbündel-Dickenwachstum kann im Bündelrohr der Cycadeen und Dikotyledonen nur wenig ausgiebig sein, da das zwischen den Leitbündeln liegende Parenchym nicht mit wächst.

In dieser Beziehung günstiger ist die Vergrößerung der Leitbündel des Bündelrohres vermittelt eines geschlossenen Cambiums, welches bei manchen Dikotyledonen (s. S. 569), so z. B. bei *Aristolochia*, und wahrscheinlich auch bei den Gnetaceen vorkommt (s. S. 555). Die interfascicularen Teile des Cambiums bilden hier dauernd neues Parenchym, so daß die Weiterentwicklung der Parenchymplatten zwischen den Leitbündeln mit der Größenzunahme der Leitbündel Schritt hält und dauernde Vermehrung der Leitelemente möglich ist. Auch in diesem Falle bleibt der Charakter der Leitbündel erhalten.

Als dritter Typus sekundärer Vermehrung der Leitelemente schließt sich hier dasjenige Cambium-Dickenwachstum an, welches das primäre Bündelrohr in ein Rohrbündel verwandelt; es ist bekannt für die Stämme der Coniferen- und Dikotyledonenbäume (s. S. 558 u. 570).

Diesen drei Arten der sekundären Vermehrung der Leitungsbahnen ist gemeinsam, daß die Vermehrung der Elemente in enger Anlehnung an das primäre Leitungssystem geschieht; demgegenüber sind die übrigen dadurch charakterisiert, daß die neugebildeten Leitungsbahnen mehr oder weniger selbständig verlaufen, vor allem in den Internodien meist in keiner Beziehung zu dem primären Systeme stehen.

Zunächst ist hier die Anlage sekundärer Zwischenleitbündel im Bündelrohr von Gnetaceen, Coniferen und Dikotyledonen zu nennen. Diese Bildung von sekundären Zwischenleitbündeln ist meist eine Vorstufe zur Umgestaltung des Bündelrohres zum Rohrbündel; die Zwischenleitbündel nehmen daher eine ganz bestimmte Lage zu den Leitbündeln des Bündelrohres ein (s. S. 555, 558 u. 569).

Derartige Lagebeziehungen fallen dagegen fort bei den übrigen akzessorischen Leitbündeln, welche bei den Cycadeen kollateral außerhalb des Bündelrohres (s. S. 554), bei den Dikotyledonen meist konzentrisch innerhalb des Bündelrohres aus kleinen Folgemeristemem gebildet werden (s. S. 569).

Während es sich bei den Zwischenleitbündeln und den akzessorischen Leitbündeln nur um relativ geringfügigen Zuwachs handelt, wird schließlich in einigen seltenen Fällen durch unabhängig von den primären Leitbündeln angelegte anormale Cambien größere Vermehrung der Leitelemente erzielt. Dabei können die anormalen Cambien entweder Rohrbündel bilden (nur bei Dikotyledonen bekannt) (s. S. 573) oder ein Bündelrohr (nur bei Cycadeen und Gnetaceen bekannt) (s. S. 553 u. 555) oder eine primäre Bündelgruppe vergrößern durch Hinzufügung weiterer isolierter unregelmäßig angeordneter Leitbündel (Monokotyledonenbäume) (s. S. 577). In den beiden ersten Fällen wird der Charakter des Leitungssystemes verändert, im dritten bleibt er erhalten.

Die Vermehrung der Leitelemente durch die Tätigkeit von Meristem führt zu einem Dickenwachstum der Achsen, außer in den Fällen, wo nur akzessorische oder Zwischenleitbündel sekundär entstehen; sekundäre Verdickung von Achsen kann andererseits aber auch ohne Neubildung von Elementen geschehen, so bei der Palme *Euterpe*, für welche Kränzlin (1906, p. 483 ff.) nachträgliches Dickenwachstum des Stammes beschreibt, das nur auf radialer Streckung der primären Zellen beruht.

II. Leitungsbahnen und Systematik.

Es ist wiederholt der Versuch gemacht, aus der Morphologie der Leitungsbahnen Schlüsse auf die Verwandtschaft der Pflanzen zu ziehen; besonders die Stelärtheoretiker waren es, die durch die Anatomie phylogenetische Beziehungen aufdecken und neue Grundlagen für die Systematik schaffen wollten. Welche Mißerfolge diese Bemühungen der Anhänger der Stelärtheorie gezeitigt haben, habe ich schon an anderer Stelle gezeigt (Fr. J. Meyer, 1916).

Es wird natürlich meist eine Übereinstimmung in der Leitungsbahnenanatomie bei verwandten Pflanzen bestehen, und sie wird wahrscheinlich auch überall da erhalten bleiben, wo nicht durch biologische Verhältnisse eine Differenzierung der Leitungsbahnen bestimmter Spezies in verschiedener Richtung veranlaßt ist.

Bezüglich der Einheitlichkeit der anatomischen Struktur verweise ich ganz besonders auf die Arbeiten von Petersen (1882) und

Wonisch (1909), sowie auf die Familie der Hymenophyllaceen (s. S. 527).

Als Beispiele größter Verschiedenheit der Leitungsbahnen-anatomie naher Verwandter seien dagegen angeführt: Polypodiaceen (gehören zu Farntypus I, II, III, IV), Gleicheniaceen (Farntypus I, II, III), Schizaeaceen (Farntypus I, II, III, IV), *Osmunda* (Farntypus I, IV), *Equisetum* (durch die Ausbildung der die Leitungssysteme umgebenden Endodermen), *Lycopodium*, *Selaginella*, Cycadeen (mit zahlreichen Anomalien beim sekundären Dickenwachstum), *Thuja* (mit und ohne Bündelverbindungen), *Dammara* (sogar innerhalb der gleichen Pflanzen treten große Unterschiede auf; Conrad, 1910), Ranunculaceen (Untertypus I, IIa, IIb, IIIa, IIIb), Primulaceen (Typus I, Untertypus I, IIa, IIb, IV, Typus III), *Myriophyllum* (Wasserform mit konzentrischem Rohrbündel, Landform mit Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln; Fr. J. Meyer, 1917).

Wie leicht die Pflanzen auf äußere Einflüsse reagieren und dabei den vererbten Bau ihrer Leitungsbahnen variieren können, zeigen die Arbeiten von Wigglesworth (1907) über den Bau der Lycopodiaceenachsen, der durch kriechendes bzw. aufrechtes Wachstum der Pflanze beeinflusst wird, und die Untersuchungen Plaut's (1909) über die Endodermen der Equiseten, deren Ausbildung von den Feuchtigkeitsverhältnissen der Standorte abhängig sein dürfte. Auch experimentell ist von Simon (1908), Neef (1914) und Grabert (1914) bewiesen, daß die Pflanzen durch äußere Eingriffe veranlaßt werden können, die Leitungsbahnen umzugestalten oder auch neue Bahnen zu bilden. Besonders auffällig sind auch die Veränderungen, welche in den Leguminosenwurzeln durch die Bildung der Knöllchen hervorgerufen werden; an Stelle des radialen Leitbündels tritt hier ein Bündelrohr aus kollateralen Leitbündeln (Beyerinck, 1888, Taf. XI, Fig. 2, 4; Wendel, 1916). Ähnliche weitgehende Umgestaltungen der Leitungsbahnen finden sich bei Gallenbildungen (siehe Küster, 1916, p. 194 ff.).

III. Literatur zum IV. Teil.

- 1) *Beyerinck, M. W.*, Die Bakterien der Papilionaceenknöllchen. Botanische Zeitung, Bd. 46, p. 725 ff. Leipzig 1888.
- 2) *Grabert, M.*, Über den Einfluß allseitiger radialer Wachstumshemmung auf die innere Differenzierung des Pflanzenstengels. Dissertation. Halle 1914.
- 3) *Küster, E.*, Pathologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl. Jena 1916.
- 4) *Neef, F.*, Über Zellumlagerungen. Ein Beitrag zur experimentellen Anatomie. Zeitschrift für Botanik, Bd. VI, p. 465—547. Jena 1914.
- 5) *Simon, S.*, Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßbündelverbindungen. Ber. d. D. Bot. Ges. Ges., Bd. 26. Berlin 1908.
- 6) *Schwendener, S.*, Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotyledonen mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen. Leipzig 1874.
- 7) *Wendel, E.*, Zur physiologischen Anatomie der Wurzelknöllchen einiger Leguminosen. Beiträge zur Allgemeinen Botanik, Bd. I, p. 151—189. Berlin 1916.

Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Von Dr. **K. Goebel**, Professor an der Universität München. Zweite umgearbeitete Auflage. Zweiter Teil: **Spezielle Organographie. 1. Heft: Bryophyten**. Mit 138 Abbildungen im Text. (XII, 8. 515—902.) 1915. Preis: 12 Mark 50 Pf.

Inhalt: I. Einleitung. 1. Kurze Uebersicht der Geschichte der Bryophytenforschung. Stellung der Bryophyten im System. 2. Die Sexualorgane der Bryophyten. 3. Vergleich der Gametophyten und der Sporophyten beider Gruppen. 4. Der innere Aufbau des Kap-eteiles des Embryos. 5. Vergleich zwischen dem Sporophyten und dem Gametophyten. 6. Einige Eigentümlichkeiten in Zellleben, Stoffwechsel und Periodizität der Entwicklung. — II. Die Lebermoose. 1. Die Gestaltung der Vegetationsorgane. 2. Die anatomische Gliederung. 3. Die Beziehungen der Organbildung zu den Lebensbedingungen. 4. Ungeschlechtliche Vermehrung der Lebermoose. 5. Fertile Sprosse und Schutz der Sexualorgane. 6. Die Embryonen und Sporogonien. 7. Die Sporenkeimung. — III. Die Laubmoose. 1. Die Vegetationsorgane. 2. Beziehungen der Laubmoose zur Außenwelt. 3. Ungeschlechtliche Vermehrung. 4. Gametangienstände und Sporogonbildung. 5. Einrichtung der Sporenverbreitung.

Wie der erste Teil dieses Buches, so hat auch der zweite wesentliche Veränderungen in der zweiten Auflage erfahren. Besonders gilt dies von dem zunächst vorliegenden, die „Bryophyten“ behandelnden Abschnitt. Die Zahl der Abbildungen ist von 128 auf 438 gestiegen; davon sind 345 Originale.

Pflanzenphysiologie. Versuche und Beobachtungen an höheren und niederen Pflanzen einschließlich Bakteriologie und Hydrobiologie mit Planktonkunde. Von **R. Kolkwitz**. Mit 12 zum Teil farbigen Tafeln und 116 Abbildungen im Text. (V, 268 S. gr. 8^o.) 1914. Preis: 9 Mark, geb. 10 Mark

Pathologische Pflanzenanatomie. In ihren Grundzügen dargestellt von **Ernst Küster**, Professor der Botanik an der Universität zu Bonn a. Rh. Mit 209 Abbildungen im Text. Zweite völlig umgearbeitete Auflage. (XI, 447 S. gr. 8^o.) 1916. Preis: 14 Mark, geb. 15 Mark 20 Pf.

Inhalt: Einleitung. — **Spezieller Teil:** 1. Paraschierung. — 2. Etiollement und verwandte Erscheinungen. — 3. Hyperhydrische Gewebe. — 4. Wundgewebe und Regeneration. — 5. Gallen. — **Allgemeiner Teil:** 1. Histogenese der pathologischen Gewebe. — 2. Entwicklungsmechanik der pathologischen Gewebe. — 3. Ökologie der pathologischen Gewebe. — Nachträge. — Sachregister.

Zeitschrift für Botanik, Band VIII Heft 6:

... Alles in allem hat der Verf. durch eine peinliche Berücksichtigung der umfangreichen und zerstreuten Literatur ein nahezu vollkommenes Bild dessen, was wir auf diesem Gebiete wissen, gegeben, und so ist zu erwarten, daß auch die neue Auflage in erhöhtem Maß anregend und befruchtend wirken wird. Erwähnt sei noch, daß der Umfang bedeutend gewachsen ist, von 20 auf 28 Bogen, ebenso die Anzahl der Figuren von 121 auf 209. Neger.

Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Von Dr. **Hans Molisch**, o. ö. Professor und Direktor des pflanzenphysiologischen Instituts an der k. k. Universität in Wien. Für Botaniker, Gärtner, Landwirte, Forstleute und Pflanzenfreunde. Mit 127 Abbildungen im Text. (X, 306 S. gr. 8^o.) 1916. Preis: brosch. 10 Mark, geb. 11 Mark 20 Pf.

Inhalt: 1. Abschnitt: Ernährung. 2. Abschnitt: Atmung. 3. Abschnitt: Wachstum. 4. Abschnitt: Vom Erfrieren und Gefrieren der Pflanzen. 5. Abschnitt: Die Fortpflanzung. 6. Abschnitt: Die Keimung der Pflanzen. 7. Abschnitt: Variabilität, Vererbung und Pflanzenzüchtung. — Sachregister.

Die vorliegende Pflanzenphysiologie trägt eine besondere Note. Das Buch bemüht sich, die Grenzen zwischen Theorie und Praxis zu verschmelzen und sucht den Tatsachen der Gärtnerei, die auf großartigen, vielhundertjährigen Massenexperimenten beruhen, die theoretische Grundlage zu geben, andererseits aber wieder die Theorie durch die gärtnerischen Erfahrungen zu stützen. Eine solche Pflanzenphysiologie, die den Physiologen in die Schule des Gärtners und den Gärtner in die Schule des Physiologen führt, fehlte bisher und wird daher nicht nur den Pflanzenphysiologen vom Fach, sondern, weil es gemeinverständlich geschrieben, auch dem Gärtner, Land- und Forstwirt, ja jedem Pflanzenfreund willkommen sein.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Schlesiens Pflanzenwelt.

Eine pflanzengeographische Schilderung der Provinz.

Von Dr. **F. Paz,**

ord. Professor der Botanik an der Universität Breslau.

Mit 63 Abbildungen im Text und einer lithographischen Tafel.

1815. (VI, 314 S. gr. 8^o.)

Preis: 10 Mark.

Inhalt: Die Geschichte der Florenforschung. — Die Pflanzen der Vorwelt. — Alter und Herkunft der gegenwärtigen Pflanzenwelt. — Tier und Pflanze. — Mensch und Pflanzenwelt. — Die regionale Gliederung der Flora. — Die schlesische Ebene. — Das niedere Bergland. — Das höhere Bergland (subalpine und alpine Flora). — Register.

Das Buch will keine Flora sein, sondern soll ein Bild der Pflanzenwelt Schlesiens auf historischer Grundlage geben; es erzählt die Aenderungen, die im Laufe geologischer Zeiten sich abspielten, die Wandlungen, die unter dem Einfluß des Klimas und unter Einwirkung von Mensch und Tier erfolgten. Erst auf dieser Grundlage gewinnt die Charakteristik der Florabezirke Leben.

Das Buch wendet sich daher nicht nur an den Botaniker, sondern auch an den gebildeten Laien, der Interesse für die Pflanzenwelt eines Gebietes hat, das seiner geographischen Lage nach, an der Grenzscheide zwischen Osten und Westen, zu den interessantesten Ländern Europas gehört.

Beiträge zur Kenntnis der Ernährung der Zuckerrübe.

Physiologische Bedeutung des Kalium-Ions
im Organismus der Zuckerrübe.

Von

Prof. Dr. **Julius Stoklasa,** und

Dr. **Alois Matoušek,**

K. K. Hofrat

Assistent

Direktor der chemisch-physiol. Versuchsstation
der böhm. Sektion des Landeskulturates für
das Königreich Böhmen an der böhm.-technischen
Hochschule in Prag.

der Fürstlich Schwarzenberg'schen land-
wirtschaftlichen Versuchsstation
in Lobositz.

unter Mitwirkung von Dozent Mg **Ph. Em. Senft,** k. k. Oberinspektor in Wien,

Dozent Dr. J. **Šebor** in Prag, Dr. W. **Zdobnický** in Prag.

Mit 1 Abbildung im Text und 23 Tafeln.

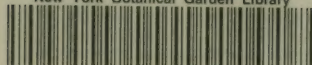
Preis: 12 Mark.

Inhalt: Vorwort. — Inhaltsverzeichnis. — Einleitung. — A. Historische und statistische Daten über die Entwicklung der Rübenkultur und Rübenzuckerfabrikation. B. Mechanik der Nährstoffaufnahme und der Nährstoffverbrauch der Zuckerrübe. — Physiologische Bedeutung des Kalium-Ions im Organismus der Zuckerrübe. — I. Mikroskopischer Nachweis des Kalium-Ions in den Geweben der Zuckerrübe. II. Ueber den Einfluß des Kalium-Ions auf die Entwicklung der Rübenpflanze. III. Das Kalium-Ion und die Biologie der Zuckerrübe. IV. Die Bedeutung des Kalium-Ions bei der Photosynthese. V. Ist das Kalium-Ion an der Eiweißsynthese in der Pflanzenzelle beteiligt? VI. Ueber die Versuche der Eiweißsynthese bei künstlicher Ernährung junger Pflanzen. VII. Ueber die Aufgabe des Kalium-Ions bei der Mechanik der physiologischen Verformung. VIII. Ueber die Abhängigkeit der Resorption des Kalium-Ions von der Gegenwart des Natrium-Ions im Organismus der Zuckerrübe. IX. Ueber die Resorption des Kalium- und Natrium-Ions durch die Zuckerrübe. X. Radioaktivität des Kaliums. — Erklärung zu den Tafeln. — Literatur. — Namenregister. — Tafeln.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Nürnberg a. d. S.



New York Botanical Garden Library



3 5185 00288 3393



8 032918 000020

